ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР

ОТДЕЛЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ

BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

CLASSE DES SCIENCES MATHÈMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE BIOLOGIQUE

№ 3

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва ★ 1937

Ответственный редактор — академик-секретарь
Отделения математических и естественных наук
академик А. Е. Ферсман

Редакционная коллегия — Президиум биологической группы ОМЕН:
акад. В. Л. Комаров, акад. С. А. Зернов, акад. Б. А. Келлер,
акад. Г. А. Надсон

Редактор серии Н. И. Малаховский

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Г. Г. БОССЭ

О ПРОИЗВОЛЬНОМ ИЗМЕНЕНИИ ПОЛА У ЭЙКОМИИ[1]

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Eucommia ulmoides Oliv. с открытием в нем нитей гуттаперчи представляет интерес как объект промышленной культуры.

В Европе все экземпляры этого вида пыльниковые.

Автор, исходя из гипотезы травматического истощения деревьев черенкованием и ранениями веток и коры, предположил возможность искусственно вызывать смену пола у старых деревьев.

Опыт практической работы треста «Каучуконос» подтвердил предположение автора. При усиленном черенковании получены плоды. При смене мужского пола на женский у других видов наблюдалось откладывание запасных жиров. Поэтому у эйкомии надо ждать увеличения отложения гутты. Появилась возможность селекционной работы.

Китайское дерево *Eucommia ulmoides* Oliv. появилось в Европе в конце прошлого столетия. Оно привлекало к себе внимание главным образом как народно-медицинское растение, а затем, в связи с открытием в нем нитей гуттаперчи Вейсом ([14]), заинтересовало и как возможный объект для культуры с промышленными целями. Дыбовский и Фрон ([5]) доказали своими опытами, что дерево это легко размножается черенкованием. Также успешно черенковали его и в Ботаническом саду Кью ([15]). В начале текущего столетия Вильсон, агент фирмы Вич (Англия), вывез из Китая партию семян эйкомии, которые дали ряд новых материнских растений для размножения черенкованием.

Хотя, как сказано, ботанические сады и садоводства освоили вегетативное размножение эйкомии, все же вопрос о получении ее семян в условиях Европы не мог не представить интереса. Правда, ни выявленная гуттаперченность эйкомии, ни даже расчеты Вернуччио ([12]), пытавшегося доказать выгодность разведения этого дерева как гуттаперченоса, не заинтересовали европейских промышленни-

[1] Приношу благодарность всем лицам, любезно откликнувшимся на мои запросы о цветении эйкомии (профессорам Hill и Calvino, m-r Hillier, тов. Аскову), а также проф. Д. А. Сабинину за ценные указания и проф. Знаменскому и тов. Терентьеву за информацию.

ков, и эйкомия, если и держалась в садоводствах и парках, то только как декоративное дерево. Владелец фирмы «Хиллер и Сыновья» сообщил мне недавно, что спрос на эйкомию очень мал, почему они его больше не черенкуют. Однако для ботаников дерево это, с систематически довольно неясным положением ([11]), оставалось интересным.

К сожалению, по мере того как деревья в разных ботанических садах росли и зацветали, они все оказывались носителями одних пыльниковых цветов. На основе гербарных материалов, полученных из Китая Оливером ([8]), по которым им было составлено описание эйкомии, дерево это казалось двудомным. Однако Паркин ([9]), собрав все данные по цветению экземпляров эйкомии, имевшихся к 1921 г. в Англии, усомнился в правильности этого вывода. «Если это так, то полученное из одного семечка вегетативным путем потомство должно быть все одного пола. Этим можно объяснить тот факт, что все экземпляры этого растения, растущие в Англии и на которых были замечены цветы, оказались пыльниковыми. Однако такое же явление, отмеченное для деревьев этого вида в Arnold Arboretum, заставляет думать, что неполучение пестичных цветов — дело не только случайное. Проф. Sergent пишет мне, что там деревья эти цвели несколько лет и все давали только пыльниковые цветы: ни одного произрастающего в культуре экземпляра этого дерева, которое было бы пестичным, он не знает. Действительно ли это дерево двудомно? Может быть, оно однодомно, но или климат, или, что вероятнее, возраст препятствует возникновению пестичных цветов? В таком случае и новая партия семян принесет разочарование — даст только пыльниковые цветы. Без сомнения, для решения этого вопроса необходимо изучить проблему цветения эйкомии у нее на родине, в Китае».

Основываясь на соображениях Паркина, я в 1932 г. в редакторском примечании к брошюре В. Д. Знаменского и Л. Я. Эртель «Гуттаперчевое дерево эйкомия в условиях советских субтропиков» писал о двудомности эйкомии ([17]).

«По мнению Паркина, это не так. Эйкомия — по природе однодомное растение, но обычно органы одного из полов на дереве недоразвиваются и получается факультативно-однополое растение. Вопрос этот крайне важен, так как в случае, если это так, есть основание искать условия, которые позволили бы нам вывести женские деревья и получить семена».

Против такого понимания двуполости эйкомии, как имеющей в пыльниковых соцветиях недоразвитые пестичные цветы, говорят, однако, наблюдения Вернуччио ([12]), которому в микроскоп не удалось обнаружить каких-либо рудиментов зародышевого мешка в пыльниковых цветах.

То, что писал Паркин в 1921 г. об отсутствии в культуре эйкомии в Европе деревьев с пестичными цветами, подтвердил недавно проф. Хилль в письме к проф. М. Кальвино ([3]). «Все экземпляры этого вида,— пишет он,— имеющиеся в Европе,— пыльниковые».

Но Хилль приводит все же одно исключение: дерево, растущее в питомнике «Хиллер и Сыновья» в Виндзоре. Владелец этой фирмы сообщил мне сведения об этом дереве.

«Мы имеем дерево *Eucommia ulmoides*, которое последний год дало большое число пестичных цветов, но так как они не были оплодотворены, то семян получено не было. Мы не смогли обнаружить на нижних ветках ни одного пыльникового цветка. До того дерево это ни разу не цвело. Оно совершенно здорово, никогда не болело. Зиму с температурой до 0° переносило без всяких повреждений. Мы его не беспокоили черенкованием, так как спрос на это дерево очень мал. Получено оно нами, повидимому, 25—30 лет назад из Combe Wood Nursery. Вероятно, оно одно из растений, выращенных из семян Вильсона».

Не только в Европе, но и в Японии не знают пестичных экземпляров эйкомии. Три года назад Владивостокский ботанический сад получил из Токио семена с деревьев Токийского ботанического сада; я запросил об этом наше полпредство в Японии и получил ответ, что в Токийском ботаническом саду сейчас нет эйкомий. Вместе с тем в беседе с секретарем нашего полпредства тов. Асковым известный японский ботаник Хонда высказал убеждение, что эйкомия — строго двудомное дерево и с возрастом пола не меняет.

Существуют ли вообще где-либо в культуре пестичные экземпляры эйкомии (кроме Виндзора)? Повидимому, они есть в США, так как Кук ([4]) пишет в Yearbook of Agriculture, что «семена (эйкомии) вызревают в Вашингтоне». Более подробных данных об этих деревьях я, однако, до сих пор получить не смог. В 1928 г. Дагестанская опытная станция, ставившая по заданию Резинотреста опытную работу с каучуконосами, получила плоды эйкомии от Департамента земледелия США. Может быть, плоды были собраны с вашингтонских женских деревьев. Однако в таком случае тезис о вызревании их плохо доказывался, потому что ни один плод не дал ростков. Но в данном случае важно не то, каковы по качеству плоды, а то, что они вообще появились на культурных деревьях.

На своей родине эйкомия (Tu-chun — по-китайски), по указанию Генри ([6]), культивируется на небольших площадках. В диком состоянии Генри дерева этого не видел, но туземцы ему рассказывали, что оно изредка встречается в горах долины Янцзе.

Из этого надо заключить, что плоды эйкомии, попавшие в Европу и в том числе и к нам через Токио, наверное были с культурных деревьев. Таким образом и помимо случая в Виндзоре надо

признать, что культурное состояние, как таковое, не может мешать появлению пестичных цветов.

Если в 1921 г., когда об этом писал Паркин, уже на основе данных об одних только произрастающих в Англии экземплярах эйкомии нельзя было допустить, что существование сплошь одних пыльниковых деревьев — следствие случайного подбора семян с мужской наследственностью, то в 1935 г. на основе гораздо большего материала по ряду стран Европы и Японии такую случайность допустить еще труднее.

Паркин, как сказано, из этого делает вывод, что эйкомия должна обладать способностью выявлять то тот, то другой пол в зависимости от условий среды или возраста.

Первое предположение вряд ли может быть допущено. Наличие большого числа эйкомий в культуре во многих странах с весьма различными климатическими и почвенными признаками (Флоренция, Ривьера, Сухум, Батум, Кременчуг, Ганновер, Париж, Лондон, Токио, Эдинбург и т. д.) не дает к этому никаких оснований. Природная среда жизни эйкомии (горные склоны долины Янцзе) отнюдь не более мягкая климатически, чем Сухум или Ривьера. Приводимая Пурпусом ([17]) справка о дармштадтской эйкомии, перенесшей зимой 1917 г. морозы до — 22°, показывает, что и в другую сторону климатический диапазон эйкомии значителен.

Бывший заведующий опытным полем Эхо (КВЖД) А. Воейков в 1928 г. писал автору, что эйкомия идет на север до Чаньсу и поэтому может, вероятно, разводиться до Саратова и Киева.

Не менее, конечно, разнообразны и почвы в пределах культурного ареала эйкомии.

Если бы пол эйкомии зависел от погодных условий, то в один из годов за тридцать лет, как эйкомию культивируют, не в одном только пункте было бы отмечено пестичное цветение.

У кастиллоа — дерева, которое, по Котши ([13]), меняет свой пол в зависимости от года, эти смены наблюдаются часто.

«Пол (у цветущих кастиллоа Костарики. — Г. Б.) в большой мере зависит от индивидуальности дерева и года: одни экземпляры никогда не дают пестичных цветов, но большее число пыльниковых; другие несут цветы того и другого пола, но понемногу; третьи сильно плодоносят. Обильное плодоношение никогда не совпадает со значительным числом пыльниковых цветов на том же дереве и в тот же год. Один и тот же экземпляр один год дает много пыльниковых цветов, а на следующий — только пестичные».

С другой стороны, по данным палеоботаники, семена эйкомии[1]

[1] Криштафович ([18]) считает, напротив, что «такие растения, как эйкомия, сообщали растительности характер современной южно-китайской».

обнаружены среди отложений сарматской флоры, выявленных на территории юга УССР. Климат в то время, к которому относятся эти отложения, по мнению Мензбира ([19]), должен был быть суровее, чем климат соответствующих отложений Австрии и Венгрии, и общий характер флоры сближает его с современным манчжуро-китайским. Следовательно, такой климат не препятствовал образованию пестичных цветов.

Другое допущение Паркина более вероятно. Действительно, известны случаи смены пола с возрастом. О той же кастиллоа Варбург ([13]) пишет:

«С 1881 г. (т. е. на 5-й год) кастиллоа, высаженные на о. Цейлоне в апреле, т. е. в сухое время года, зацвели (как в Гаперат-года, так и в Перадения). Сначала они давали только пыльниковые цветы, но на следующий год (1882) были собраны первые три плода с 15 семенами».

Однако, если просмотреть возраст тех европейских эйкомий, для которых известно время посадки, то окажется, что 25 лет еще недостаточно для того, чтобы эйкомия сменила свой пол с мужского на женский. И в Батуме, и в Кью, и в Париже, и в Риме есть деревья возрастом от 25 до 30 лет, и все они ни разу не давали пестичных цветов. Правда, теперь мы имеем 30-летнее виндзорское дерево, давшее такие цветы. Однако оно вообще до 34 г. не цвело, а потому о смене пола с возрастом этот случай ничего не говорит. Если в Вашингтоне действительно имеются деревья, цветущие пестичными цветами, то, поскольку в США эйкомией заинтересовались позже, чем в Париже и в Кью, деревья эти должны быть моложе 30 лет. И тогда появление пестичных цветов на вашингтонских деревьях опровергает решающую роль возрастного признака.

События, имевшие место в этом году в Сухуме, позволяют говорить о влиянии возраста на пол эйкомии только в том смысле, что к старости дерево это становится более склонным к образованию пестичных цветов. Основной же фактор, обусловливающий самое появление женских цветов на дереве, должен быть другой.

Среди факторов, влияющих на перемену пола у растений, в классической работе Жуае-Лаверня приводится действие травмы и травматического истощения.

Бордаж ([2]) на Сагуса Рарауа показал, что, срезая рудименты пыльниковых цветов, можно вызвать развитие вместо них цветов пестичных.

Бларингем ([1]) срезал у самой поверхности земли стебли кукурузы и тем самым вызвал замену мужских побегов женскими.

Причард ([10]) срывал листья и цветы с хмеля и этим вызывал изменение пола у 25 женских и 4 мужских экземпляров.

Нельзя ли путем ранений, срезания веток или коры вызвать у эйкомии смену пола?

Мысль эта была высказана мною в январе 1932 г. при обсуждении во Всесоюзном научно-исследовательском институте каучука и гуттаперчи программы работ по изучению эйкомии. Однако идея произвольного изменения пола у наших эйкомий (для получения семян) показалась дирекции института слишком фантастичной, и предложение мое выделить одно дерево для опытов было отвергнуто.

Однако усиленное черенкование, которому трест «Каучуконос» подверг наши эйкомии в целях получения максимального числа черенков, само сыграло роль такого эксперимента. Летом 1934 г. я получил сначала от директора Очемчирского промхоза тов. Терентьева, а затем от проф. Знаменского, участвовавшего в 1932 г. в заседании, где я предложил заставить эйкомию дать семена, извещения о том, что на ряде деревьев обнаружены плоды[1].

Несколько веточек с этими плодами мне были присланы.

Воспользовавшись командировкой в Очемчиры научной сотрудницы секции систематики и анатомии высших растений НИИБ МГУ Н. А. Левшиной, я просил ее выяснить ряд интересовавших меня в связи с этим вопросов. Ей удалось установить следующее.

В Сухумском ботаническом саду имеется 11 деревьев эйкомии различного возраста, все деревья пронумерованы: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10 и 11-е старые деревья в возрасте 20—25 лет.

5, 8, 9-е молодые деревья 5—12 лет.

Черенкование деревьев началось в 1931 г. Черенки брали от всех деревьев, исключая 10-е дерево, которое болело и не давало черенков и не дает их теперь.

Черенкование деревьев по годам

Годы	Количество резок черенков	№ деревьев
1931	3	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11
1932	3	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11
1933	2	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 11
1933	3	8, 9,
1934	1	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11

Цветение деревьев в 1934 г. весною началось, как обычно, в марте. Все деревья зацвели одновременно, исключая 8-е и 9-е, которые выбросили цветы несколько позже остальных.

[1] Заметила их жена садовника Гвалисиани.

В мае деревья дали первую резку черенков, но процент укоренения последних был значительно ниже, чем в предыдущие годы.

Плоды на деревьях были обнаружены, как сказано, случайно в июне на деревьях 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7-м и 11-м. Позже, в августе, были обнаружены плоды и на 10-м дереве. На более молодых 8-м и 9-м плодов вовсе не было обнаружено.

Плодоношение эйкомий в 1934 г.

	№ деревьев	Дали плоды в 1934 г.
2 резки черенков в 1933 г.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 11	Плоды есть
3 резки черенков в 1933 г.	8, 9	Плодов нет
Болело, не черенковалось . . .	10	Плоды есть

Деревья не дали возможности более одной резки черенков в этом году, кроме 5-го дерева, выбросившего несколько молодых побегов.

В августе началось вторичное цветение старых деревьев, но уже пыльниковыми цветами [см. фигуру (2)]. Пестичных цветов не удалось обнаружить ни на месте, ни в собранном заспиртованном материале.

Никаких особенных погодных условий в 1934 г. в Сухуме отмечено не было.

Из изложенного вытекает:

1. Что более молодые деревья 8-е и 9-е дали в 1933 г. возможность сделать три резки черенков, так как были более энергичными производителями молодых, используемых на черенки, побегов. Истощение от резки побегов в предшествующие годы, очевидно, на них сказалось слабее. Эти же деревья не дали и изменения пола, но только несколько позже зацвели. Насколько именно позже, к сожалению, осталось неизвестным, так как за началом и концом цветения отдельных деревьев строгого наблюдения не было. Всего вероятнее, что период их цветения хотя отчасти совпал с периодом цветения других деревьев, давших пестичные цветы, так как иначе не могло бы произойтн оплодотворения.

Против допущения, что на экземплярах с пестичными цветами были развитые пыльниковые или что здесь имела место апогамия, говорит пример виндзорского дерева. На нем ведь, по письму Хиллера, не завязалось ни одного плода.

2. Молодое дерево 5-е оказалось уже в 1933 г. ослабленным. Третье черенкование его, как и старых деревьев, не удалось. И в противоположность двум предыдущим оно в 1934 г. дало плоды. Это доказывает высказанное выше положение, что если возраст и может быть у эйкомии одним из факторов перехода с пыльникового цветения на пестичное,— это фактор не решающий.

3. Дерево 10-е не черенковалось вовсе, как больное, в 1933 г. Весной 1934 г. оно тоже не дало побегов для черенкования и зацвело, повидимому, позже других. Однако цвело оно в 1934 г. пестичными цветами, так как в августе на нем были обнаружены плоды. К сожалению, то же отсутствие строгого наблюдения за деревьями не позволяет установить, как много на нем было плодов по сравнению с другими деревьями.

4. Осенью, после периода, в течение которого их черенковали, все деревья дали второе цветение и новые побеги. Цвели они на этот раз все пыльниковыми цветами, причем эти осенние пыльниковые цветы можно было наблюдать на тех же ветках, на каких находились дозревающие плоды.

Все эти факты не только полностью оправдали мое предсказание 1932 г., но и очень хорошо согласуются с принципами предопределения пола, сформулированными Жуае-Лавернем (7).

Как известно, этот автор дал два закона определения пола:

1. «Значение окислительно-восстановительного потенциала, внутриклеточного rH, является цитоплазменным признаком пола. У одного и того же вида клетки, поляризованные в женском направлении,

имеют rH ниже, чем клетки, поляризованные в мужском направлении».

2. «Различия в составе и количественных соотношениях липоидных запасных веществ и жиров являются цитоплазменными признаками пола. Клетки, поляризованные в женском направлении, откладывают запасные жиры, восстанавливающие осмиевую кислоту. Запасные липоиды клеток, которые дадут мужские гаметы, не обладают этим свойством».

Усиленное черенкование, задержав развитие молодых побегов, должно было привести наши эйкомии к накоплению некоторых запасов восстановленных веществ и вызвать смену пола.

Изменение пола эйкомии с мужского на женский позволяет нам получать семена и ставить работу по селекции[1].

Однако еще более важным может оказаться другое следствие открытия способа произвольного изменения пола у эйкомии. Если эта смена пола с мужского на женский обусловлена преобладанием в ветках (а вероятно, и в листьях) восстановительных процессов и накоплением веществ, восстанавливающих осмиевую кислоту, то надо ждать, что в таких растениях в годы женского цветения будет происходить большое накопление гутты. Конечно, ослабление дерева может повести к уменьшению массы растения, образованной за вегетационный период, и это перекроет преимущества увеличения процента гутты. Но еще не известно, не будут ли улучшение качества продукции и большая компактность сырья все же выгодными для производства.

Из этого можно сделать следующие выводы:

1. Возможно искусственное[2] изменение пола эйкомии с мужского на женский путем усиленного образования зеленых побегов, т. е. одного из тех средств, которые были предложены мною с этой целью в 1932 г. Точные условия достижения этого надо, однако, выяснить.

2. Надо ждать, что изменение пола у эйкомии с мужского на женский будет одновременно способствовать повышению гуттоносности конечных веток (и, может быть, листьев), т. е. способствовать повышению качества, а может быть, и рентабельности сырья.

3. Наличие двух типов плодов, характеризующихся различиями в скорости прорастания и процента всхожести и строения, заставляет

---

[1] Среди плодов сбора 1934 г. наряду с нормальными двукрылыми оказались трехкрылые, причем последние легче прорастали (устное сообщение А. В. Киселевой).

[2] Может быть, следует добавить «преждевременное», если будет установлено, что со старостью это происходит, как правило, само собой.

обратить внимание на использование предложенного метода для целей селекции эйкомии на гуттаперченосность и, может быть, на половую направленность, если трехкрылые плоды дадут специально женские экземпляры.

4. Для того чтобы избежать неясностей, необходимо поставить тщательные фенологические наблюдения над деревьями и провести на них работу по определению точек роста [например, по методу, использованному Вальтером и Лилиенштерном ([16])] и по определению гуттоносности соответствующих экземпляров, подвергшихся разной степени истощения резкой черенков.

5. Необходимо выделить несколько десятков молодых растений как полученных из семян, так и из отводков, чтобы выяснить критический возраст для смены пола.

6. Необходимо провести детальное изучение анатомии цветка эйкомии.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Blarinhem, Production d'une nouvelle espèce de Mais par traumatisme, C. R. Ac. Sc., t. 143, p. 1252.

[2] Bordage, Variation de la sexualité chez les végétaux, Rev. Scient., t. 10, p. 151.

[3] Calvino M., Goma elastica italiana, La Costa Azurra Floreale, Sett.-Ott., 1934.

[4] Cook O. F., Rubber possibilities, Yearbook of Agriculture, 1924, U. S. Dep. Agr., p. 562—563.

[5] Dybowski et G. Fron, Sur une plante à Gutta-Percha susceptible d'être cultivé e sous un climat tempéré (pres. par G. Bonnier), C. R. Ac. Sc., t. 129, p. 558.

[6] Henri, A hardy india-rubber tree, Bull. misc. inform. Roy. Bot. Gard. Rev., № 1, p. 4, 1904.

[7] Jouayet-Lavergne, La physico-chemie de la sexualité, Berl., 1931.

[8] Oliver, Eucommia ulmoides, Hooker's Icon. Plant, XX, t. 1950, 1890.

[9] Parkin Y., Eucommia ulmoides, Bull. misc. inform. Roy. Bot. Gard. Rev., № 5, p. 184, 1921.

[10] Pritschard, Change of sex in hemp, Journ. Heredity, p. 385, 1916.

[11] Solereder H., Zur Morphologie u. Systematik d. Gattung Cercioliophyllum Sieb. et Z., mit Berüksichtigung d. Gatt. Eucommia Oliv., 1899.

[12] Vernuccio, L'Eucommia ulmoides Oliv., Agricoltura Coloniale, 1921; № 3 и 4.

[13] Warburg O., Les plantes à caoutchouc et leur cultures, Trad. Vilbouchewitch P., 1902, p. 115—116 и прим. к p. 92.

[14] Weiss F., On the Caoutchouc containing cells of Eucommia ulmoides, Transaction of Linn. Soc. Ser. 2 Bot., v. 3, p. 243, London, 1892.

[15] Боссэ Г., Проблема гуттаперчи в СССР, Журнал «Рез. пром.», № 11, стр. 589, 1925.

[16] Вальтер О. А. и Лилиенштерн М. Ф., К диагностике пола у конопли, Груды Лабифра, т. I, стр. 127, 1934.

[17] Знаменский В. Д. и Эртель Л. Я., Гуттаперчевое дерево эйкомия в условиях советских субтропиков, стр. 12 и прим. к стр. 7., Москва, 1933.

[18] Криштафович А. Н., Курс палеоботаники, стр. 278, Георазведизд., 1933.

[19] Мензбир М. А., Очерк истории фауны Европейской части СССР, стр. 100—101, Москва.

G. G. BOSSÉ. SPONTANEOUS CHANGE OF SEX IN *EUCOMMIA*

SUMMARY

The Chinese tree *Eucommia ulmoides* Oliv. since gutta-percha have been discovered in it, has become particularly interesting, as a possible object of an industrial cultivation. Although, in the conditions of Europe, this tree is easily multiplied by cuttings, nevertheless, it is very desirable also to obtain its seeds. However, in Europe all the specimens of this species are male ones. This circumstance has led to a very animated theoretical discussion on the question whether *Eucommia ulmoides* is a monoecious or a dioecious plant. Parkin has expressed a supposition, that *Eucommia* can develop one sex or the other according to the conditions of environment and to age. The author does not accept the first part of the hypothesis of Parkin. The great difference of the conditions in those places where *Eucommia* is grown in Europe and USA appears to speak against this being the case. On the other hand, the author considers it probable that in old age the tree is more liable to develop pistillate flowers.

At the same time, as the author thinks, traumatic exhaustion constitutes a factor that accelerates a change of sex in the plant. Bordage has shown this in maize, where, by cutting off the rudiments of the anther bearing flowers, he caused a development of pistillate flowers in their stead.

May it not be possible, by means of traumatism, by cutting off branches or bark, to call forth, in *Eucommia* also, a change of sex? Such was the problem before the author when he began his investigations. The intense making of cuttings, carried on by the Caoutchouc trust, in order to obtain a maximum number of *Eucommia* slips, furnished such an experiment and justified the authors forecast. Fruit appeared on a number of old trees. A young tree weakened by cuttings also gave fruit. It was also produced by a diseased tree, from which no cuttings had been taken. In autumn the trees developed a second flowering of male flowers: these being found on the same branches as the ripening fruit. These facts due to observation can also be conciliated with the principles of forecasting sex as put forward by Jouayet-Lavergne.

1) In cells with a polarization in the female direction, the oxydation reduction potential is lower than in those with a male one.

2) The cells with a female polarization, lay by reserve fats which reduce osmic acid — a capacity which cells with male polarization do not possess. If such is really the case, a great accumulation of gutta-percha is to be expected in the years of a female flowering of the *Eucommia* trees, gutta being a reduction product.

Conclusions

1. The sex of *Eucommia* can be changed artificially.

2. It is to be expected that a change from a male into a female sex will raise the quality of the raw product.

3. The presence of two types of fruit differing as to form, rapidity of germination and degree of germinative capacity, points to an utilisation of the proposed method for purposes of selection.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

Т. В. ЩЕПКИНА

МИКРОХИМИЧЕСКИЙ СПОСОБ ОБНАРУЖЕНИЯ МИКРОФЛОРЫ И ПРОИЗВОДИМОГО ЕЮ ПОВРЕЖДЕНИЯ ВНУТРИ ХЛОПКОВЫХ ВОЛОКОН[1]

(*Представлено академиком* В. Л. Комаровым)

Автор изучал микрометоды, позволяющие объективно и ясно дифференцировать волокна хлопка по степени их зрелости путем окрашивания, так как применяемые в настоящее время методы механических измерений толщины стенок хлопковых волокон и их диаметра, с последующими вычислениями, очень кропотливы и, будучи связаны с интерполяцией, кроме того, не являются абсолютно точными. Автор применил колориметрический метод определения pH.

Вначале изучались свойства хлопкового волокна. С 1933 г. работа сводилась к подысканию микрометодов, позволяющих объективно и ясно дифференцировать волокна хлопка по степени их зрелости путем окрашивания. Это вызывалось тем, что применяемые в настоящее время методы механических измерений толщины стенок хлопковых волокон и их диаметра, с последующими вычислениями, очень кропотливы и, будучи связаны с интерполяцией, кроме того, не являются абсолютно точными. Работы же в области микроокрасок, дифференцирующих волокна по степени их зрелости, производимые за границей и у нас в Союзе, например Закощиковым, его школой и др., не дали желаемых результатов, в виде массового применения их на практике.

По испытании с указанной целью рекомендуемых в литературе и намеченных лично реактивов не получено удовлетворительных результатов, пришлось предпринять шаги в другом направлении, что и изложено ниже.

Ввиду того, что pH у растений непрерывно изменяется со стадиями их роста и созревания генеративных органов, можно притти к выводу, что это явление, несомненно, должно касаться и хлопко-

[1] Работа произведена в кабинете акад. В. Л. Комарова на средства Текстильного института в Ленинграде, где сделан подсчет пораженных волокон и проверена крепость (кабинет Е. А. Санкова).

вого волокна. Если бы это предположение оказалось правильным, то необходимо было бы ожидать и различной окраски волокон под влиянием колориметрических индикаторов.

Подтверждением этого предположения послужили работы Small'a, Martin'a, Ingold'a, Armstrong'a и др., а также работы Brooks, хотя приемы последней были несколько иного характера.

Воспользоваться же советами указанных авторов, к сожалению, не пришлось по следующим причинам. С одной стороны, рекомендуемые ими индикаторы, более пригодные для микрометода (называемого ими Range Indikator Method) — Methyl red и Diathyl red, не подходили для данного случая, вследствие недостаточной резкости переходных оттенков. Затем применявшаяся предварительная промывка срезов в воде (хотя в данном случае этого и не требовалось) для удаления обрывков поврежденных клеток совершенно неприемлема с точки зрения автора этих исследований. Работая в области микрохимии с 1925 г. и наблюдая результаты различных способов окраски и фиксации, автор установил, что при определении локализации исследуемых веществ необходимо избегать предварительного соприкосновения исследуемого объекта с водой, а погружать его сразу же в испытуемый или применяемый реактив. Тем более это правило должно соблюдаться при количественном учете концентрации подвижного и энергичного водородного иона.

При установлении величины pH у хлопковых волокон необходимо было принимать во внимание два обстоятельства. Во-первых, чрезвычайную отзывчивость хлопковых волокон к действию на них факторов химического и физического порядка, вследствие чего приходилось считаться с изменениями температуры, влажности и состава окружающей жидкости. Поэтому наличие следов щелочи или спирта в растворителе индикатора, как это принято вообще и рекомендовано вышеуказанными исследователями, являлось совершенно недопустимым. Второе обстоятельство, с которым необходимо было считаться, вызывалось требованием практического порядка, заключающегося в применении лишь тех индикаторов, которые при изменении величины pH резко изменяют цвет, что имеет неоспоримое значение при массовых испытаниях волокон.

В результате опытов оказалось, что лучше применять для этой цели Bromphenolblau в водном растворе. Волокна в ранней стадии зрелости окрашивались в желтый цвет, который по мере их созревания постепенно переходит в зеленый (через желто-зеленый), а зеленый (через зеленовато-синий) переходит в синий или, точнее, в лиловый цвет. Следовательно, по мере созревания волокна реакция сдвигается к щелочному району, т. е. величина pH увеличивается.

Большой удачей является то обстоятельство, что область действия или активность данного индикатора, колеблющаяся в пределах от pH 3.0 до 4.6, полностью охватывает все стадии зрелости волокна, так как вполне зрелые волокна окрашиваются в синий цвет[1].

Работы в этой области велись преимущественно с египетскими сортами хлопка.

Несмотря на соблюдение полнейшей чистоты в работе и принятие мер предосторожности в отношении других факторов, препятствующих определению, необходимая логически закономерность в окраске не являлась правилом, так как часто можно было наблюдать на волокнах какую-то пятнистость.

Одной из причии этого явления, как выяснилось впоследствии, было наличие недоразвившегося волокна. Последнее, являясь физиологически мертвой клеткой (у практиков они называются мертвыми волокнами), еще раз подтверждало уже установленное правило своей быстрой проницаемости для растворов: мгновенно проникающий в клетку раствор столь же быстро и вытекал из нее, но, проходя через клетку, он изменял pH и тем самым осложнял работу. Выясненное впоследствии, это обстоятельство было устранено, но дело исправилось не вполне, так как пятна продолжали наблюдаться.

При дальнейших изысканиях для устранения ненормальных сдвигов в окраске волокон испытывались нейтральной точки буферные смеси в качестве растворителя индикаторов в предположении, что, будучи буферами, они не должны или почти не должны изменять существующей в волокне величины pH. При испытании таким образом буферной фосфатной смеси рецепта Серенсена и было установлено нижеописанное явление.

Просматривая под микроскопом волокна, смоченные раствором Bromphenolblau в фосфатной смеси[2], автор обнаружил целый, невидимый ранее мир микроорганизмов, обитающих внутри хлопковых волокон и являющихся причиной указанной пятнистости. На поверхности волокон также выявились микроорганизмы, причем характер тех и других, за очень редкими исключениями, был совершенно разным. Под действием применявшегося реактива микроорганизмы интенсивно окрашивались преимущественно в синий цвет, в то время как самое волокно, вопреки ожиданию, оставалось почти неокрашенным, но сильно просветлялось. Благодаря просветлению его структура окрашенных организмов резко вырисовывалась до мельчайших подробностей, позволяя рассмотреть ее без

[1] Техническая сторона метода описана в журнале «Хлопковое дело», № 12, 1934 г.

[2] Препарат не следует сильно смачивать и нужно дать полежать минут 15—20, прежде чем его рассматривать.

применения иммерсии. Этому способствовало то обстоятельство, что при повреждении бактериями окрашивалась вся затронутая зона, обнаруживая при этом изменение структуры целлюлозной стенки волокна, происшедшее под влиянием жизнедеятельности бактерий (фиг. 1, вклейка).

Стеклянная прозрачность волокна давала возможность заметить и другие его недостатки, как то: малейшие царапины, трещины, биомеханические ненормальности, т. е. искривления, однобокое развитие стенки и тому подобные дефекты, обнаружение которых для практиков является также большой ценностью[1] (фиг. 2).

Внешняя микрофлора, незаметная без окраски, под влиянием реактива также ясно вырисовывается, выявляя свое разнообразие; в состав ее входят и микроскопической величины личинки, инфузории, большое разнообразие грибков и бактериальные колонии, как, например, на «Шире». Кроме обычных *Aspergillus'a*, *Penicillium'a* и др., встречались грибки и очень мелкой структуры, напоминающие колонию бактерий; последние отмечены на фиг. 2.

Несомненно, больший интерес в качестве мало или совсем не известной представляет внутренняя микрофлора, или эндопаразиты, а из последних — разрушающие целлюлозную стенку грибки и бактерии.

По внешнему виду некоторых из них сразу можно отнести к грибкам, некоторые являются несомненными бактериями, но среди них есть и какие-то загадочные организмы.

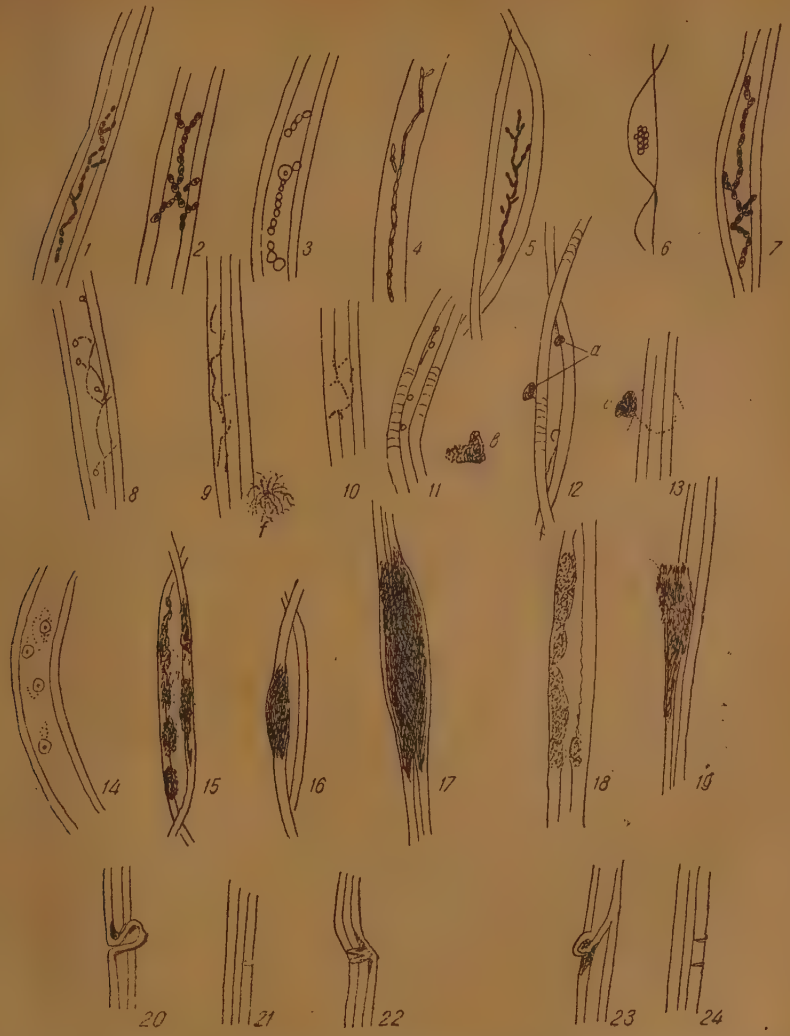
Сам по себе факт повреждения волокна микроорганизмами не является новостью для исследователей, как и то обстоятельство, что при действии молочной кислоты А. А. Ячевский обнаруживал бактерии внутри волокна, из чего выводилось предположительное заключение, что среди этих бактерий могут быть и целлюлозоразрушающие. Однако приведенный указанным автором перечень обнаруженных микроорганизмов касается повреждения или самого растения, или коробочек. Если же обратиться к повреждениям самого волокна, то описываются лишь микроорганизмы, обитающие на волокнах. О попадании же бактерий внутрь волокна говорится уже как о последующем факте.

Кроме того, из хлопковых бактерий (точнее, бактерий хлопкового растения) указано лишь *Bac. malvacearum*[2], которое из хлопковых волокон, исследуемых в этом случае, не было выделено при

[1] По сравнению с применением краски Конгорот для этой цели, как рекомендовано Институтом Шерли (в Англии), этот прием в отношении эффекта и быстроты стоит несоизмеримо выше.

[2] Ячевский (посмертное издание), Бактериоз растений, под ред. также известного микробиолога Н. А. Наумова, 1935.

Фиг. 1. Цветная микрохимическая реакция на волокнах египетского хлопка:
1 — перезрелое, 2 — зрелое, 3 — недозрелое, 4 — мертвое.



Фиг. 2. Различные эндопаразиты хлопковых волокон, характер их повреждений и механические дефекты, обнаруженные микрометрическим методом при определении pH волокон. *1, 2, 3, 4, 7* — грибки более крупной структуры, окрашивающиеся в зеленый цвет, все остальные имели синюю окраску, как более мелкой структуры грибки *8—13*, так и зоны бактериологических повреждений целлюлозной стенки волокон *14—19*. *a* — различной стадии зрелости плодовые тельца грибка, обвивающего стенки волокон; *b* — оторвавшееся и лопнувшее плод. тельце; *c* — проросшие споры плод. телец; *d* — наружная колония; *20—24* — различные образчики биомеханических и механических повреждений.

(Все рисунки фиг. 2 и 3 исполнены при одном увелич. микр. окул. 4, объект. 7 при помощи рисов. призмы Abbe)

ориентировочных опытах бактериологом С. А. Кавровцевой, проверявшей, по просьбе автора настоящей статьи, сильно зараженные бактериями и грибками три образца хлопка.

Хотя факт наблюдаемого разрушения целлюлозной стенки волокон живущими в них паразитами уже сам говорит о снижении крепости таких волокон, но для уточнения и подтверждения его цифрами были проделаны нижеприведенные просмотры с подсчетами, промерами, определениями крепости и т. д., преимущественно с теми образцами, которые при механическом контроле[1] давали сбивчивые цифры или, как принято их называть, «образцы с текстильными парадоксами», т. е. отличающиеся слишком низкой по сравнению с ожидаемой крепостью, которая должна более или менее согласоваться со степенью зрелости, длиной, метрическим номером, внешними признаками и другими качествами волокна.

Просматривались сорта хлопка, именуемые египетским, американским, а также и привезенные в этом же 1935 г. из Америки[2].

Так, у одного из египетских сортов, марки 026077, характеризующегося слабой крепостью при механическом контроле, оказалось, что из просмотренных 500 волокон свыше 60% оказались с присутствием эндопаразитов, из них 45% приходилось на разрушающие целлюлозную стенку бактерии.

Из 500 волокон американского сорта, марки 110257, также пониженной крепости, 25% поражены бактериями и еще 12% грибками и другими организмами.

Из 500 волокон хлопка, полученного из Америки, с маркой МУВЭ, оказалось 80% пораженных грибками и 15% бактериями; причем для американских сортов особенно частым явлением оказывается специфический грибок, спиралью обвивающий стенки волокон и тем самым сильно понижающий их крепость. Кроме того, три образца были проверены более детально, т. е. каждое из 50 волокон сначала исследовалось на пораженность при помощи реактива под микроскопом и одновременно делались промеры для вычисления площади поперечного сечения волокна, затем оно приклеивалось к рамочке с просветом в 1 см² с таким расчетом, чтобы в середине рамочки оказывалась просмотренная часть волокна.

Затем рамочка закреплялась на специальном приборе для разрыва одиночных волокон Крайса и подрезалась, а волокно подвер-

[1] Исследовались образцы, уже подвергнутые контролю Испытательной лаборатории при Ленинградском текстильном институте.

[2] В подсчете волокон на пораженность некоторую помощь оказала обученная мною этому делу В. И. Вислоух, проверку же крепости стенок волокон в связи с их поражением производила А. Н. Бакаютова, студентка Текстильного института.

галось разрыву. Полученная цифра, характеризующая крепость, относилась к вычисленной площади поперечного сечения. Однотипные в смысле поражения волокна сгруппировывались, и из них выводились средние цифры[1].

В качестве примера в следующей таблице приводятся цифры для одного из египетских сортов, сравнительно мало пораженного, взятого для того, чтобы иметь больше здоровых волокон и установить стандарт крепости стенки последних.

Египетский сорт. Марка 215189. Просмотрено 50 волокон

	Степень зрелости	Площадь поперечного сечения	Крепость на приборе Крайса	Крепость на площади поперечного сечения волокна
Здоровые	4.03	226	8.36	34.3
Со спорами	5.0	244	6.70	27.5
С грибком, обвивающим спиралью стенку	4.7	268	5.30	19.8
С бактериями	4.6	250	4.10	16.4

Цифры, определяющие крепость, в этой таблице достаточно убедительны, хотя действительная величина их несколько преуменьшена следующим обстоятельством. Так как промеры производились одновременно с просмотром на пораженность, то волокно, находясь под влиянием реактива, несколько набухало, вследствие чего канал волокна уменьшался за счет стенки, отчего цифры, характеризующие зрелость, как и площадь поперечного сечения (делитель), несколько увеличены, а характеризующие крепость на площадь (частное), наоборот, уменьшены в таком же соотношении. Но так как промеры всех волокон производились при одних условиях и через равные промежутки времени, от начала погружения их в раствор, то и степень набухания их должна быть равной, а если даже и вкрадывается некоторая ошибка, то она заметно не отзовется на соотношении цифр, характеризующих здоровые и поврежденные волокна, тем более, что это неинтересно, так как и без того разница в крепости между здоровыми и больными достаточно заметна[2].

Бактериологом С. А. Кавровцевой были выделены следующие организмы. Из образца марки 110257, как указано выше, пораже-

[1] В других пораженных образцах крепость была снижена еще значительнее, особенно в тех случаях, если предварительно их оставить во влажно-теплых условиях на 3—4 дня.

[2] Со временем для практиков и правильных показаний абсолютных, а не относительных лишь величин можно вычислить поправочный коэффициент.

ного на 25% бактериями, выделена бактерия типа *Mesentericum* и грибок лучистого строения[1]. Из образца марки 105112 египетского сорта и сильно пораженного выделена палочка со спорами, типа *Bac. subtilis*. Из полученного из Америки образца марки МУВЭ также выделена палочка со спорами (приведенные данные рассматриваются исключительно как ориентировочные).

Метод исследования — выделения в чистые культуры — является очень сложным и длительным методом, а для такого объекта, как хлопковое волокно, осложняется еще тем, что затрудняется дезинфекция его поверхности, так как применить огонь нельзя, жидкие дезинфекторы проникают внутрь волокна и убивают, следовательно, и внутреннюю микрофлору; даже споласкивание водой их поверхности является делом трудным и неудовлетворительным из-за воскового наружного налета. Поэтому при выделении чистых культур среди эндопаразитов могут оказаться и эктопаразиты, и наоборот, а также не получается ясного ответа относительно характера повреждения самих волокон выделенным микроорганизмом, и о степени его вредности приходится судить, как принято, по косвенным результатам: если выделенный организм разрушает, например, фильтровальную бумагу, то его относят к целлюлозным или целлюлозоразрушающим и т. п.

Рекомендуемый же здесь метод является методом быстрого и непосредственного биологического контроля хлопкового волокна, и, как видно из прилагаемых фигур, дает сразу ясную картину того, что происходит с волокном в присутствии обнаруженного паразита, а также дает возможность правильно оценить поступающий для утилизации хлопок.

Кроме того, данное исследование, обнаружив эндопаразитов хлопковых волокон, объяснило тем самым многие непонятные до сих пор явления, которые в текстильном мире именуются «текстильными парадоксами». Одним из таких «парадоксов» является несовпадение между характеристикой контрольного образца и полученными продуктами производства (нитки, ткани) из этой же партии волокна. На самом же деле разгадка проста: в связи с «лежкой» волокна или его увлажнением, которыми неизбежно пользуются в текстильном производстве, создаются благоприятные условия для развития обитающей в нем микрофлоры.

Присутствие в волокне только одних спор уже отзывается на крепости волокна (см. таблицу на стр. 625), и это повторяется неизменно всегда. Попадая же в благоприятные условия, разрушители волокна легко уничтожают его в 5—6 дней. В менее благоприятных условиях волокно все же заметно теряет крепость.

[1] Вероятно, тот, что обнаружен был потом в вирусных растениях (см. ниже).

Тем же самым обстоятельством, т. е. присутствием эндопаразитов в волокнах, объясняется и другой «парадокс», заключающийся в несовпадении степени крепости образца с другими показателями его качеств, как то: длиной, степенью зрелости, метрическим номером и даже цветом. Уменьшение крепости образца может произойти за те 1—3 суток, в течение которых он лежит в комнате механических испытаний, относительная влажность воздуха которой обычно доводится до 60—70% при повышенной температуре, как летом, а тем более это происходит при увлажнении волокна в работе. Эта работа уже и в настоящее время поможет промышленности предусмотреть многие моменты, как, например, хранение волокна. Имея в руках такое орудие, как биологический контроль, можно уже ясно представить, какие партии хлопка можно хранить и как сохранять их в разных случаях.

Кроме того, необходимо указать следующее обстоятельство, с которым следует считаться при определении степени зрелости волокон механическими методами. Когда измеряются, как уже указывалось, толщина стенок, диаметр и другие величины для определения площади поперечного сечения и крепости на вычисленную площадь, необходимо помнить, что у волокон, поврежденных бактериями, структура первых сильно изменяется: стенка по мере разрушения становится все тоньше, а канал, наоборот, шире, к тому же поврежденная зона разбухает, увеличивая диаметр волокна, а все вместе взятое без окраски напоминает картину недозрелого волокна (чем более зрело волокно, тем толще его стенки и уже канал). На основании этого и существует мнение о неравномерной зрелости волокон по длине, и для установления «действительной» их оценки в отношении зрелости даются средние цифры из трех измерений [1].

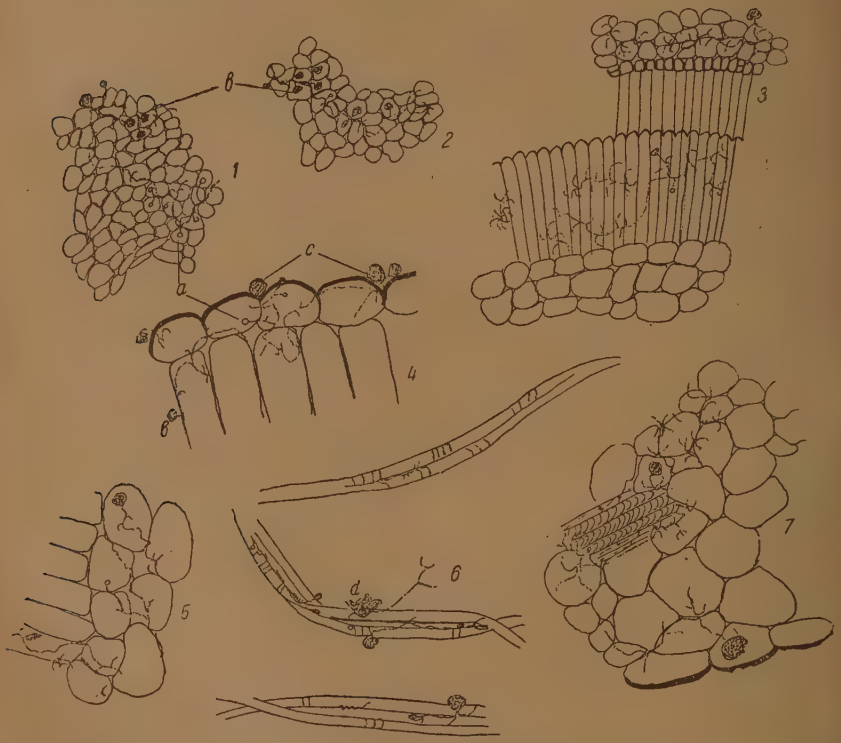
Насколько верны получаемые при помощи измерений и вычислений «стандарты», к тому же с таким трудом высчитываемые, ясно из изложенного. Поэтому большею частью у каждого исследователя имеется свой «стандарт», и представление о действительной крепости целлюлозной стенки хлопковых волокон остается весьма расплывчатым. При получении же соответствующих величин в данном случае, с применением биологического контроля, индивидуальных колебаний у здоровых волокон почти не наблюдалось, а незначительные без ущерба могут быть отнесены за счет ошибки.

Аналогичных примеров имеется колоссальное количество, но, думается, и изложенного вполне достаточно, чтобы не тратить времени на рассмотрение других, так как они становятся ясны уже сами собой.

[1] Незрелые волокна окрашиваются употребляемым реактивом в желтый цвет, а поврежденная набухшая зона — в синий, одинаково с полнозрелыми.

В научном отношении обнаружение таких интересных и в то же время вредных для хлопковой промышленности организмов, думается, заслуживает внимания. Возможно, они окажутся очень специфичными в отношении хозяина и биологических особенностей, вследствие чего пополнятся списки микроорганизмов.

В этом трудном деле метод их обнаружения будет являться



Фиг. 3. Пораженные грибком участки ткани различных органов растения, отмеченного, как болеющее вирусом. *1—2* — участки семядолей (ядро, семена); *3* — кожура семени; *4, 5, 7* — участки листьев; *6* — волокна. На всех рисунках видны плод. тела различной стадии зрелости: *a* — молодые, *b* — средней зрелости, *c* — зрелые, *d* — лопнувшее, с проросшими спорами.
(*5* — волокна зарис. при объект. *7*, все остальные — с имерз. сист.)

большой помощью, позволяя следить за микроорганизмами в самом растении и легче контролировать результаты испытываемых мер борьбы с ними для улучшения качества хлопка.

Применение этого метода, несомненно, будет полезно и в других случаях, например, когда трудно обнаружить присутствие микроорганизма в зеленых тканях, т. е. когда по причине мелкой структуры они являются незаметными.

Рекомендуемый реактив, кроме уже описанных результатов, является очень удачным ответом на поставленный вопрос, так как присутствием виутренней микрофлоры и объясняются непонятные ранее пятна окрашенных индикаторами волокон при устанавливании их зрелости. При наличии паразитов и в результате их жизнедеятельности в волокнах неизбежно должна изменяться величина pH, а следовательно, и окраска их.

Под влиянием этого реактива паразиты окрашиваются большей частью в синий цвет, хотя бы самое волокно при этом и красилось в другой цвет.

Изменение pH ткани под влиянием паразитов неоднократно отмечалось в литературе, в частности указывалось и автором этой статьи при изучении повреждений корней капусты килой (*Plasmodiophora brass.*)[1], где констатировано, что pH ткани корня по мере повреждения килой сдвигалось все больше и больше к щелочному району, а именно, pH ткани здоровых корней равнялось 6.6; по мере повреждения pH увеличивалось и доходило до pH 8.0, после чего начиналось уже загнивание.

Установить же точную величину pH каждого паразита является делом будущего. Здесь можно указать лишь на некоторую зависимость их pH с окружающей средой — волокном, а именно, грибки с меньшим pH (окрашивающиеся в зеленый цвет) более крупноклетные, преимущественно встречаются в волокнах низкой степени зрелости, т. е. имеющих также более кислую реакцию. С синей окраской, т. е. с большим pH, микроорганизмы встречаются в более зрелых волокнах. Получается как будто так: чем мельче и нежнее структура грибка и больше его pH, тем он охотнее поселяется в зрелых волокнах.

По исследованию Armstrong'a, pH большого количества исследованных им грибков неизменно колебалось в более высоких пределах — 5.0—6.5, за очень редкими исключениями, но и там оно, как и здесь, было ниже у грибков более грубого строения.

Летом 1936 г. представилась возможность просмотреть не только волокна, но и листья и семена хлопкового растения, отмеченные в качестве пораженных «вирусом» — болезнью, на которой было особенно интересно проверить преимущество данного метода в смысле обнаружения микроорганизмов по сравнению с другими методами.

При просмотре волокон вирусных растений сбора предыдущего, 1935 г. оказалось, что они сплошь поражены грибками тончайшей зернистой структуры, а именно тем самым грибком, на котором в

---

[1] Влияние аэрации на килу (*Plasmodiophora brass.*) при развитии ее в корнях капусты, Ботан. журнал СССР, т. 17, № 4, 1932.

предшествующих исследованиях было сосредоточено особое внимание ввиду его несомненной вредности, так как он локализуется в самой стенке и, как показали тогда испытания, сильно снижает крепость волокна [1]. При просмотре волокна и семян из закрытых еще коробочек вирусных растений урожая уже 1936 г., а также при исследовании и листьев их было установлено присутствие того же самого организма [2]. Присутствие этого организма в семенах, несомненно, повлечет снижение их качества, особенно во время хранения. Порча хлопковых семян в промышленности известна, но ее относили исключительно за счет изменения коллоидов их в связи с увеличенной влажностью (в семенах встречались и другие грибки). На органах живого растения было прослежено образование, рост и созревание плодовых телец этого грибка, причем они были везде совершенно тождественны. В волокнах плодовые тельца сначала пробиваются наружу в виде булавочной головки, потом быстро растут, по форме напоминая цветок или ягоду шелковицы, удлиняются, отрываются и лопаются, освобождая бесцветные споры. Окраска плодового тельца яркосиреневая, и под конец синяя [3]. В тканях листа ясно видно кустообразное строение мицелия, распределяющееся в разных плоскостях. В волокнах такая картина наблюдается редко, и чаще он вьется в стенке или обвивает ее. Окраска мицелия и плодовых тел несколько отличается, хотя Armstrong указывает, что грибам не свойственна та дифференцировка тканей в отношении pH, какая наблюдается у высших растений.

Описанные наблюдения дают возможность предположить, что в волокна этот организм попадает через растение, хотя, вероятно, не исключена возможность заражения им при хранении волокна, так как плодовых телец в исследуемых образцах встречалось очень много, но в то время трудно было установить, действительно ли это плодовые тела и к какому организму они относятся.

В заключение можно указать, что испробованный при данных исследованиях реактив, называемый ГИМЗА, также способен окрашивать некоторые эндопаразиты хлопка и, возможно, для них окажется настолько специфичным, что вполне заменит индикаторные растворы.

[1] Испытательной лабораторией технических свойств хлопкового волокна также было установлено, что эти образцы характеризуются низкой крепостью.

[2] Наблюдения над живым материалом растений производились в фитопатологической лаборатории Азербайджанского хлопкового института, где материал и место для работы были любезно предоставлены заведующим ее С. Н. Московцом, за что приношу ему глубокую благодарность.

[3] Многочисленное развитие плодовых тел у грибка под покровным стеклом на срезах (табл. 3) вызывается, вероятно, неблагоприятными условиями или же, наоборот, фосфатная буферная смесь для них может являться питательным материалом, так как, по Armstrong'у буферный сок грибов состоит главным образом из фосфатов.

Выводы

1. Колориметрический метод определения pH был применен для хлопкового волокна с целью характеризовать степень его зрелости благодаря получаемой окраске под влиянием Bromphenolblau. В процессе работы часто наблюдалась на волокнах странная пятнистость.

2. Пятнистость волокон не являлась причиной неравномерной зрелости волокна по его длине, как это трактуется в текстильной литературе, так как не наблюдалось согласия между окраской и структурной формой волокна. Так, участки волокон, морфологически похожие на незрелые, окрашивались в синий цвет, характеризующий совершенно зрелые волокна.

3. Испытывая различные вещества в качестве растворителя индикатора с целью выяснить причину загадочных пятен и пробуя для этого буферные смеси Зеренсена, было обнаружено под влиянием окраски присутствие микроорганизмов снаружи и, самое главное, внутри волокон, которые, имея с волокнами различное pH, и являлись причиной наблюдаемой пятнистости.

4. Обнаруженная микрофлора являлась представителем как разнообразной величины и структуры грибков, так и бактерий, из которых по степени вредности необходимо считать первыми те, которые разрушают целлюлозную стенку волокон; других, живущих в канале, нужно рассматривать лишь задерживающими, а может быть, приостанавливающими развитие волокон и тем самым снижающими качество продукта.

5. Произведенные на заражение подсчеты образцов хлопка с низкой, против ожидаемой, крепостью показали, что цифра зараженности иногда достигала 70% и выше.

Произведенные испытания отдельных волокон параллельно на зараженность и на разрыв (на приборе Крайса) дали следующие цифры: крепость целлюлозной стенки волокон, выраженная в кг на $см^2$, равнялась у здоровых волокон 34.3, с присутствием спор 27.5, с разрушающим стенку грибком 19.8, с присутствием бактерий и др. 16.4 (конечно, здесь имеет значение и степень повреждения).

6. Пользуясь указанным реактивом, окрашивающим микроорганизмы, можно обнаружить последние, кроме волокон, и в других органах растения. Так, летом 1936 г. присутствие опасного и очень распространенного в волокнах грибка чрезвычайно мелкой структуры было установлено в семенах (закрытых коробочек) и листьях растений, болеющих «вирусом».

7. Обнаружение микрофлоры волокон явилось ключом ко многим загадкам, наблюдаемым практиками текстильной промышленности. Так, объяснена причина низкой крепости хорошего по другим признакам волокна, получения низкого качества продукта из хорошего

материала (пораженный хлопок быстро разрушается, попадая во влажные и теплые условия фабрики), непонятной порчи волокон при хранении и т. д.

8. Применение указанного реактива представляет очень ценное орудие биологического контроля текстильного сырья, позволяющего знать действительную его ценность, сообразно с которой его нужно использовать и хранить.

9. В будущем применение данного реактива позволит обнаруживать изучаемый микроорганизм непосредственно в растении и сравнивать его с выделенным в чистые культуры. Это обстоятельство является очень ценным при работах с таким тонким объектом, как хлопковое волокно, которое трудно дезинфицировать для изучения эндопаразитов.

10. На основании предыдущего пункта можно надеяться, что применение этого реактива укажет более короткий, чем обычно, путь к подысканию мер борьбы, а следовательно, и к значительному улучшению качества продукции текстильной промышленности.

11. В научном отношении обнаружение столь вредных для хлопковой промышленности организмов, думается, заслуживает внимания. Возможно, они окажутся очень специфичными в отношении хозяина и биологических особенностей, вследствие чего пополнятся прежние списки микроорганизмов.

Кабинет академика
В. Л. Комарова.

Поступило
26. III. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Архангельский А. Г., Учение о волокнах, Ленинград, 1935.
[2] Armstrong I. I., Hydrogen-ion phenomena in plants, Protoplasma, Bd. VIII, 1 p. 222, 1930.
[3] Armstrong I. I. M. Sc., Hydrogen-ion phenomena in plant tissues, Protoplasma, Bd. VIII, p. 508, 1930.
[4] Balls, Bot. Congress, Cambridge, 1930.
[5] Brooks-Moldenhauer M., Studies on the permeability of living and dead cells, Public Health Reports, June 29, p. 1449 and 1470, 1923.
[6] Brooks-Moldenhauer M., Studies on the permeability of living cells VI, The penetration of certain oxidation, Indicators as influenced by pH; Estimation of the rH of Valonia, American Jourl of Physionogy, v. 76, № 2, April 1926.
[7] Закощиков А., К вопросу о внутренней структуре хлопкового волокна, Изв. хлопч.-бум. пром., № 6, 1932.
[8] Закощиков А. и др., Микрохимическое исследование хлопкового волокна в различной степени зрелости, Бюлл. НИХИ, № 4, 1930.
[9] Бюллетень Центр. лабор. Серпуховского хлопч.-бум. треста, февраль 1932 г.
[10] Инструкция и правила испытания хлопк. волокна, пряжи и ткани, НИТИ, Москва, 1932.
[11] Беренс Г., Руководство к микрохимическому анализу волокнистых веществ, Петербург, 1898.
[12] Ландау Л. Г. и Грибков А. А., Технология органических красителей, ОНТИ, Госхимтехиздат, 1934.

[13] Мисловицер Е., Определение концентрации водородных ионов в жидкостях, Ленинград, 1930.
[14] Martin S. H., The hydrion concentration of plant tissues, Protoplasma, v. 4, p. 497, 1927.
[15] Ingold C. T. и Small I., The hydrion concentration of plant tissues, Protoplasma, t. 3, p. 458, 1927.
[16] Михаэлис Л., Окислительно-восстановительные потенциалы и их физиологическое значение, Росхимтехиздат, 1932.
[17] Плюшкин Е. З., Химико-технологическое испытание хлопкового волокна различной степени зрелости и действие температуры на волокно, НИХИ, № 4, 1930.
[18] Суровая А. В., Химический анализ незрелых и послеморозных хлопков новых районов, За реконструкцию текст. пром., № 5—6, 1932.
[19] Tunmann-Posentaler, Pflanzen-mikrochemie, Berlin, 1931.
[20] Чичибабин А. Е., Основные начала органической химии, ч. I и II, 1932.
[21] Эмих Ф., Микрохимический анализ, Ленинград, 1932.
[22] Turner A. I., The relation between raw cotton and yarn quantities, Textile Manufac., January, 1934.
[23] Small, The hydrion ion concentration in plant tissue cells, 1929.
[24] Ячевский А. А., Болезни и вредители болезней коробочек и волокон хлопчатника, Хлопковое дело, № 5—6, 1929.
[25] Ячевский А. А., Бактериоз растений, 1935.

T. V. SCHEPKINA. MICROCHEMICAL METHOD OF DETERMINING THE MICROFLORA AND THE DAMAGE PRODUCED BY IT INSIDE THE FIBRE OF COTTON

SUMMARY

The microscopical method used to determine the degree of maturity of the cotton fibre by establishing the pH value, by using the colorimetrical method and applying a bromphenol blue (register recommanded by Klark) which coloured the fibre from yellow to blue (passing through green). It was noticed that some of the fibre did not take in the same colour all throughout their length, but became spotted. In spite of the point of view existing in the literature on textile, the observed spottedness could not be attributed to unequal ripeness of the fibre because of the fact that the parts of the fibre, having a wider diametre, as it occurs with unripe fibre, were of the same blue colour as the overgrown.

By means of variating the mixture by applying different reagents, by changing the dissolvent and finally by testing the buffer solution of S örencen the presence of microflora inside the fibre was discovered which proved to be the reason of the above mentioned spottedness, that occurred when the fibre was coloured with the indicator.

The amount and variety of microflora were very rich and proved to be representatives both of fungi of diverse structure, from coarse grained with lower pH to quite fine granular, and bacteria, among which those that destroy the cellulosa of the walls of the fibre must be considered to be the most harmful. In case of the presence of bacteria among the endoparasites the destroyed zone is also being

coloured. Besides that, the fibre acquires an extreme transparency which makes it possible to examine quite clearly the material we have to deal with. The majority of the organisms were blue, coarse grained fungi were often of a green hue and occasionally they were of a yellow, pink or black tint.

One of these fungi is noted for its exceedingly fine structure and for its capacity of taking root in the walls of the fibre or to wind it up in spiral. This organism is widely spread on the American kinds of cotton (Upland) cultivated in the USSR as well as on those imported from America. Reducing the strength and, consequently, the quality of the fibre this kind should be considered as occupying a secondary place as compared to the Egyptian kinds in spite of its precociousness [1].

The presence of the above mentioned fungi and the development of their fruit corpuscles on the fibre as well as on other organs of the plant was followed in 1936 on the cultures of cotton cultivated on the plantations of the Institute of Azerbaijan on the plants that were noticed as injured by «Virus». No organism was discovered without using the reagent. This caseaf fords the possibility to presume that the fungi penetrate into the fibre through the plant, because the fungi were found in the seeds of the plant of cotton in still closed pods; on the other hand, the presence of the fungi will undoubtedly lower the production of oil.

The performed study on the different specimens of affected fibre was reckoned up in per cent and tried on the apparatus of Kraiss for single fibre: it showed that the rate of disease of some of the specimens amounted to 70% in spite of their good appearance grounded on mechanical analysis. The relative strength in kg per cm^2: 34.3 in the sound specimens; in those with spores, 27.5; in specimens affected with fungi winding up the walls 19.8; infected by bacteria and other organisms, 16.4 *[2].

The discovery of endoparasits of the cotton fibre unseen earlier is the clue to the discovery of a series of cases, that were not clear to those who had to deal with cotton. Thus a low firmness of the fibre, the low quality of the production made of apparently good material (easily destroyed in the moist conditions of the mills) the reducing of the weaving capacity shown after storage etc., are treated by them as «paradoxes».

The present method of rapid biological control of the cotton fibre presents even now an instrument for the estimation of the product appointed for industrial purposes. In the future it is sure to facilitate the work grounded on the discovery of the microorganisms on tissues of plants.

---

[1] Here is considered the firmness of the fibre not regarding other qualities: as length, breadth of the diametre, lustre and other properties of the fibre not less essential in the textile manufactury.

*[2] Nevertheless it is quite indispensable to act upon the firmness and the degree of damage.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Н. И. ВАВИЛОВ

ПУТИ СОВЕТСКОЙ СЕЛЕКЦИИ[1]

В настоящей статье[2] автор дает обзор современного состояния советской селекции растений и намечает пути дальнейшего ее развития. Особенное внимание автор уделяет проблеме исходного материала в селекции, впервые широко поставленной в СССР, и проблеме подбора пар для скрещивания. Одновременно автор определяет свое отношение к спорным вопросам селекции, как, например, внутрисортовое скрещивание, браковка гибридов по первому поколению и др. В заключение автор останавливается на законе гомологических рядов, теории центров происхождения и проблеме изменчивости генов.

По возрасту советская селекция является самой молодой в мире. Многие из нас еще хорошо помнят скромную селекционную лабораторию в Петровско-Разумовском, возникшую по инициативе нашего учителя Д. Л. Рудзинского в 1904 г. при кафедре земледелия В. Р. Вильямса.

Крупнейшие селекционные учреждения Западной Европы существуют столетия. Известная селекционная фирма Вильморен во Франции вступила в третье столетие своего существования. Даже молодая шведская Свалефская станция, эта Мекка мировой селекции, отпраздновала в этом году свой 50-летний юбилей. Развитие селекции, создание широкой сети селекционных учреждений и государственного семеноводства в нашей стране относятся главным образом к советскому времени.

В развитии научной селекции американцы обычно различают четыре этапа: 1) введение в культуру готовых сортов, заимствованных извне, т. е. интродукцию сортов, 2) применение различных методов отбора как среди местных, так и заимствованных популяций (массовый, групповой, индивидуальный отборы, инцухт), 3) переход к синтезу но-

---

[1] Доклад на сессии Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. Ленина 22 декабря 1936 г. Одновременно заслушанный доклад акад. Т. Д. Лысенко напечатан в № 2 журнала «Под знаменем марксизма», стр. 96—118, 1937. *Ред.*

[2] Печатается в дискуссионном порядке. Просят возражать. *В. Комаров.*

вых сортов путем скрещивания и 4) переход к радикальной переделке существующих растений и сортов путем скрещивания отдельных видов и родов.

В этом чередовании этапов развития применительно к отдельным культурам в разных странах наблюдаются многочисленные отклонения. Специфическая особенность советской селекции — быстрое прохождение отдельных стадий развития, обусловленное преимуществами социалистического государства и той ролью, которую в нем играют передовая техника и наука.

Крупнейшие государственные мероприятия ближайших лет по поднятию зерновой продукции, по созданию устойчивого земледелия, так же как и всемерное развитие технических, плодовоовощных и других культур, определяют в настоящее время повышенные требования к сорту, значение которого возрастает с улучшением агротехники и применением удобрения. Для решения в кратчайшее время больших задач, поставленных перед практической селекцией, необходима сильная теория, правильная расстановка сил, плановость, согласованность и единый фронт в исследовательской работе.

Задача моего сообщения — осветить, какими путями развилась и развивается советская селекция и что надо делать, чтобы еще больше повысить ее роль и значимость в социалистическом производстве.

В отличие от США и Канады, где современное земледелие основано главным образом на зерновых культурах, заимствованных из Старого Света, советская селекция начала свою работу преимущественно со своими культурами и с местными сортами. Самые крупные достижения истекшего периода в области селекции полевых культур связаны прежде всего с отбором из наших смешанных сортов и популяций наиболее продуктивных линий. Лучшие наши селекционные сорта озимой и яровой пшениц, ячменя, ржи, льна представляют собою результат прямого отбора среди местных популяций или стародавних сортов. Таковы сорта пшеницы: «Украинка», Лютесценс 62, Цезиум 111, Гордеиформе 10, 189, наши превосходные селекционные льны и т. д.

В последние годы, когда мы получили возможность сравнения наших сортов пшеницы и льна со всеми лучшими иностранными сортами, стала особенно ясной правильность широкого использования наших местных материалов, с которого началась советская селекция. Завезенные духоборами в Америку наши местные сорта крымских и украинских озимых пшениц, так же, как и наших твердых пшениц, заняли в США первые места и до сих пор занимают не менее половины всей посевной площади под пшеницей — всего около 11 млн. га. Наши местные сорта овса, ржи, клевера, тимофеевки дали начало сортам Канады и США, занимающим в настоящее

время многие миллионы гектаров. Земледелие Северной Америки в значительной мере основано на использовании наших местных сортов.

За истекшие годы советские селекционеры произвели большую работу по использованию местного сортового материала. В основных земледельческих районах на Украине, на Северном Кавказе, в Западной Сибири и Поволжьи местный сортовой материал по полевым культурам в значительной мере исчерпан, но в отношении Закавказья, Дагестана, так же, как Средней Азии и Казахстана, он продолжает представлять большой практический интерес в селекции и даст еще возможность улучшения сортов.

Учась в первое время у передовых капиталистических стран методам селекции, наша страна не могла игнорировать достижений иностранной селекции, и уже до Октябрьской революции на наших полях появляются время от времени западно-европейские и американские сорта.

Широкая плановая производственная интродукция лучших селекционных достижений Америки и Западной Европы относится уже всецело к советскому времени. Начиная с 1922 г., после исключительного неурожая предшествующего года, Наркомзем РСФСР, а позднее Наркомзем СССР, при постоянном участии и научной консультации Всесоюзного института растениеводства (бывший Институт прикладной ботаники и новых культур), начинают широкую плановую интродукцию всех лучших селекционных сортов Западной Европы, Северной Америки, Японии, Аргентины, Австралии и других стран. В целях правильной оценки сортов как наших селекционных и местных, так и лучших иностранных, почти одновременно с началом широкой интродукции, организуется государственная сеть сортоиспытания при Институте растениеводства, которая явилась главным арбитром по установлению ценности сортов и по плановому введению их в хозяйство.

Сотни лучших селекционных иностранных сортов прошли в предыдущие годы через испытание на наших полях, не говоря уже об испытании в малых количествах огромного числа, буквально тысяч сортов. Вся мировая коллекция как бы подверглась советскому экзамену. Вероятно, нет ни одной сколько-нибудь значительной иностранной селекционной станции и семенной фирмы, лучшие сорта которых не были бы использованы за истекшие годы на наших полях.

В результате этой производственной интродукции по нашему подсчету в настоящее время из общей площади посевов в 132 млн га приблизительно около 15%, т. е. около 20 млн. га, занято лучшими ввезенными иностранными сортами. Из них особенное рас-

пространение получили шведские сорта овса, как: «Победа», «Золотой дождь», Лигово II. Выдержали испытание и вошли в культуру некоторые из западно-европейских пивоваренных ячменей, как Лоосдорфская Ганна, лучшие американские зубовидные сорта кукурузы. За советское время введены в широкую культуру американские и египетские хлопчатники, лучшие иностранные сорта картофеля. Половина нашего ассортимента овощей по площади представлена лучшими иностранными сортами, в особенности в отношении капусты, томатов, занимающих сотни тысяч гектаров. Укажем на введение в широкую культуру итальянской конопли, сортов сорго. В развитии хозяйства наших влажных субтропиков приходилось и приходится основываться на плановом использовании иностранных культур и сортов, в особенности из Флориды, Калифорнии, Японии и отчасти Китая.

В отличие от Северной Америки, использовавшей наш сортовой материал по пшенице, наши попытки использования селекционных достижений Канады и США по этой важнейшей культуре не дали заметных положительных результатов, несмотря на исключительно широкий масштаб интродукции, в особенности в 1922 и 1923 гг. Еще в большей мере это относится к западно-европейским сортам пшеницы. Только канадские яровые гибридные сорта «Гарнет» и «Гурон» оказались заслуживающими внимания в наших северных районах. Конечно, нам приходится и в настоящее время внимательно следить за новейшими достижениями иностранной селекции даже в отношении полевых культур, не говоря об овощных и субтропических, по которым вопросы интродукции продолжают быть весьма актуальными. Большая селекционная работа, особенно США, Канады и Австралии, с хлебными злаками заслуживает самого пристального изучения и использования. Но основной этап производственной интродукции по главнейшим полевым и овощным культурам можно считать уже пройденным. Ценность ассортиментов передовых земледельческих стран нам в значительной мере известна, и они использованы.

Прямой опыт показал, что в отношении растений, склонных к перекрестному опылению, а отчасти и гибридов самоопыляющихся растений, как правило, необходима дальнейшая селекция среди выведенных иностранных сортов. В этом отношении у нас особенно много сделано по хлопчатнику и сахарной свекле.

Пройдя этапы отбора среди местного и иностранного материала, советская селекция ныне вплотную по всему фронту переходит к этапу широких гибридизационных работ. Вопросы подбора исходного материала для гибридизации, как показывает весь мировой опыт, имеют исключительное значение. Селекция по существу слагается из правильного выбора исходного материала для отбора

и из умелого подбора исходных пар для сочетания путем гибридизации. Самые крупные успехи мировой селекции связаны с интернационализацией ее. В создании лучших современных сортов пшеницы Канады, США, Аргентины и Италии приняли участие сорта из Японии, Китая и Индии в качестве родительских форм. Наиболее резкие сдвиги в селекционном стандарте в большинстве случаев связаны были с вовлечением в гибридизацию контрастных форм, резко отличных.

Проводя широкую интродукционную работу и используя прежде всего готовые иностранные селекционные сорта, Институт растениеводства логически подошел к необходимости разработки конкретного учения об исходном материале в селекции.

Разнообразие условий нашей страны, большая сеть селекционных учреждений, решающее значение правильности в подборе компонентов в скрещиваниях в целях улучшения наших сортов заставили нас направить сугубое внимание в эту сторону.

Наши исследования сортового состава культурных растений и их классификация привели нас к убеждению о недостаточности исходного материала, с которым работали европейская, американская и советская селекции. Изучение эволюции культурных растений в пространстве и во времени заставило нас направить внимание на исходные области, откуда пришли важнейшие культурные растения,— прежде всего в древнейшие земледельческие страны. Исследования наших средне-азиатских и закавказских республик, обнаружившие поразительное разнообразие сортового состава, в том числе и новые виды культурных растений, подтвердили правильность наших соображений. 10 лет назад в книге «Центры происхождения культурных растений» (1926) нам пришлось набросать первый план мобилизации сортовых растительных ресурсов. Области древнейшего земледелия, исторически достаточно точно установленные, сосредоточены главным образом в пределах Южной Азии, Средиземноморья, Восточной горной Африки и в Кордильерах в Америке. Экологические условия этих древних областей земледелия характеризуются исключительным разнообразием и контрастами. Культура здесь поднимается от уровня моря высоко в горы до пределов земледелия. Отдельные очаги древней культуры граничат с пустынями. Отсюда вероятность нахождения здесь ценнейших свойств, как засухоустойчивости, холодостойкости, которые могли быть использованы советской селекцией. Таков ход наших соображений, которые нам представляются совершенно ясными и о которых, казалось бы, нечего и спорить. Детали направлений экспедиций приходилось корректировать уже во время самой работы, общие контуры наиболее важных областей для поисковой работы были определены правильно с самого начала. Вся практика поисковой работы это подтвердила.

Так начинается период советских исследований сортовых мировых ресурсов, которые последовательно охватывают весь Союз и выходят за его пределы. В течение сравнительно короткого времени, невзирая на многие препятствия и трудности, которые надо было преодолевать, советскими экспедициями фактически охвачена за истекшее десятилетие бóльшая часть наиболее интересных на земном шаре земледельческих областей.

Используя опыт американских экспедиций, базировавшихся на так называемых климатических аналогах в подборе сортового материала, мы ввели в наши исследования большую планомерность, исходя из эволюции культурных растений. Это заставило нас обратить внимание на те страны, которые были нетронуты или мало исследованы американскими охотниками за растениями. Самые экспедиции проводились, как правило, не охотниками за растениями, а подготовленными исследователями, знающими культурные растения. Одновременно мы продолжали использование опыта селекции передовых капиталистических стран.

Скромные советские экспедиции обычно в составе 1—2 исследователей почти незаметно прошли огромные территории наиболее важных земледельческих районов мира и вскрыли впервые огромные, не подозревавшиеся в прошлом наукой и селекцией, видовые и сортовые богатства. Немедленно за сборами сортовой материал поступал в посевы в различных районах, направляясь в селекцию и для оценки его свойств. Все наиболее ценное, встречавшееся на пути экспедиций, бралось в возможно больших количествах. Впервые перед советскими селекционерами открылся сортовой и видовой состав культурных растений земного шара. Было исследовано около 60 стран с различной степенью полноты.

Планомерное агро-ботаническое исследование собранного материала, изучение его в отношении важнейших хозяйственных свойств привели к созданию нового учения о составе культурных растений, об исходном материале в селекции. В некоторых областях, как Кордильеры Южной Америки, Средиземноморье, Малая Азия, Абиссиния, Афганистан, Иран и Индия, фактически были вскрыты целые культурные флоры, по существу не известные в прошлом мировой науке. Некоторые культуры, как картофель, потребовали последовательного ряда экспедиций для того, чтобы собрать основное, необходимое нам. Представление о том, какого рода открытие сделано в этом отношении, дает издаваемая ныне «Культурная флора СССР», подытоживающая по важнейшим культурным растениям наши знания не только о сортах нашей страны, но и обо всем мировом ассортименте по важнейшим культурам, имеющем значение для советской селекции.

Виды культурных растений, в отличие от старых представлений, основанных на случайном выборочном материале, оказались сложными системами, дифференцировавшимися в их эволюции на обособленные эколого-географические группы. Некоторые из них, как пшеница, картофель, оказались дифференцированными на большое число видов, резко отличающихся по таким признакам, как устойчивость к болезням, холоду, засухе.

Перед советским селекционером открылся новый мир, целые области, которые раньше не входили в поле зрения практической селекции. Остановимся на наиболее крупных фактах.

В средиземноморских странах, как ныне точно выяснено, оказались сосредоточенными чрезвычайно ценные в селекционном отношении группы видов и разновидностей пшениц, овса, льна, устойчивых к заболеваниям ржавчиной, головней и другими болезнями в наших условиях. В то же время культурные сорта средиземноморских стран характеризуются высоким качеством зерна, крупносемянностью. Наоборот, культурные растения Ирана, Индии, так же, как и нашей Средней Азии, являются чрезвычайно восприимчивыми к заболеваниям, но зато устойчивы к засухе и чрезвычайно скороспелы. В пределах горной, так называемой «счастливой» Аравии обнаружена группа видов пшеницы, ячменя, люцерны и других растений, отличающихся исключительной скороспелостью. Абиссиния оказалась областью оригинальных видов, среди которых впервые обнаружены твердые безостые пшеницы, не известные мировой агрономии. Ячмени Абиссинии оказались устойчивыми к низким температурам и к твердой головне, отличаясь в то же время высокой продуктивностью. В пределах Западного Китая, так называемой Кашгарии, в суровых условиях Припамирья, найдены исключительно холодостойкие озимые пшеницы, превосходящие в этом отношении наши лучшие стандарты, как саратовские 329 и Гостианум 237.

В горных районах внутреннего Китая оказались заключенными исключительные богатства мягкой пшеницы, отличающейся культурным колосом, многоцветковостью, устойчивостью к бурой ржавчине,— свойством, которое чрезвычайно редко среди наших стандартов, так же, как американских и западно-европейских, и которое нам крайне нужно. Более того, по скороспелости китайские пшеницы при их продуктивности стали на первое место среди озимых и яровых пшениц. И что особенно существенно — это чрезвычайно убыстренный налив зерна, свойственный этой группе пшеницы, т. е. этой группе пшеницы оказался свойственным целый комплекс важнейших хозяйственных признаков.

О том, какого рода открытия сделали советские исследователи за это время, пожалуй, наиболее ясно свидетельствуют работы д-ра С. М. Букасова и д-ра С. В. Юзепчука — скромных советских исследо-

вателей, которые, по нашему убеждению, сделали одно из крупнейших открытий в области мирового растениеводства.

В 1925—1926 гг., исходя из географической теории локализации основных видов и сортовых ресурсов по картофелю, мы направили Букасова и Юзепчука в Мексику и Южную Америку. Помимо сбора картофеля им же было поручено произвести сбор и исследование хлопчатника и кукурузы. Эта длительная, чрезвычайно трудная экспедиция потребовала нескольких лет и фактически, с перерывами, закончена только в 1933 г.

Что дала эта экспедиция?

Вся европейская селекция картофеля была основана в прошлом на двух-трех случайных образцах, которые были привезены когда-то конквистадорами, открывавшими Америку, и из сеянцев выведены, как мы ныне хорошо знаем, все европейские сорта. После этого серьезного по существу поступления исходного материала на селекционные поля за два-три столетия не было. Вся мировая селекционная работа перебалтывала ничтожный по существу исходный материал и только гетерозиготность его обусловила возможность выведения многих сортов.

Вступая в Кордильеры, в древнейшие области происхождения этой культуры, где до сих пор сохранилась примитивная низкая культура — индийская культура, наши исследователи шаг за шагом вскрывали здесь наличие не подозревавшегося мировой наукой богатства видов картофеля. Вместо одного культурного вида картофеля, известного в прошлом, они открыли не менее 18 видов, из которых одни от других отличаются так же, как твердые и мягкие пшеницы, по физиологическим свойствам, по разной степени скрещиваемости, по числу хромосом, т. е. представляют собою ботанические виды в самом строгом систематическом смысле. Кроме культурных, обнаружены десятки новых видов дикого картофеля. Большинство мексиканских видов оказались иммунными к фитофторе.

Вся группа собранных видов картофеля ныне широко введена в практическую гибридизацию с нашими обычными стандартами, и в этом году первые гибриды уже поступили на колхозные поля. Открыта в буквальном смысле Америка по картофелю. Значение этого открытия, в чем мы не сомневаемся, еще недооценено селекцией.

Может возникнуть естественный вопрос: каким образом советские исследователи при всей скромности их экспедиций открыли то, что было пропущено многочисленными экспедициями американских охотников за растениями, которые неоднократно бывали и бывают в Перу, Боливии и Мексике? Для них поездка в Перу и Боливию так же легка, как для нас в Крым. В чем дело, как сделан такой крупный промах американскими исследователями? История этого открытия крайне поучительна, на ней можно видеть, как глу-

боко и всесторонне приходится подходить к исходному материалу, чтобы осмыслить его и включить в практическую работу.

Когда ходишь по полям Боливии и Перу, собирая образцы картофеля, поражаешься крупностью клубней, прекрасным видом туземного картофеля (*Solanum indigenum*). В самых убогих деревушках на базарах клубни картофеля останавливают своей величиной и разнообразием. Конечно, это не могло остаться незамеченным американскими охотниками за растениями, которые, несомненно, не раз собирали этот материал и направляли его в США. Однако в большинстве случаев такого рода сорта и виды, перенесенные из короткого экваториального дня в условия длинного светового дня, дают в Европе и США мелкие клубни или совершенно их не образуют. Предыдущие исследователи, привозя интересный материал, высевая его в обычных северных условиях, не получали или получали мелкие клубни и, естественно, выбрасывали их за малой ценностью. Значение продолжительности светового дня исключительно велико для картофеля, и для того, чтобы заставить некоторые виды и сорта формировать клубни, нужно им искусственно создавать короткий день.

Работая комплексно с физиологами, мы применили искусственное укорочение дня и заставили весь собранный материал давать нормальные клубни в условиях Ленинграда. В дальнейшем оказалось, что и при длинном дне, в Заполярьи, на Полярной станции, новые виды и сорта картофеля, взятые из-под экватора, дают нам не менее нормальные клубни. Больше того, к нашему удивлению, ряд видов и сортов, взятых из совершенно различных условий, выявляет исключительное плодоношение. Некоторые виды дикого картофеля в Заполярьи буквально покрыты ягодами картофеля.

Для того чтобы оценить этот огромный новый материал, пришлось его исследовать с точки зрения болезнеустойчивости. Цитологический метод вскрыл наличие кратных хромосомальных отношений у новых видов картофеля (от 24 до 72); выяснилась целая система видов в пределах Кордильер, о которой не знала в прошлом наука.

Некоторые из диких видов с маленькими клубнями, сами по себе малоинтересные, оказались устойчивыми к фитофторе, морозостойкими, включительно до того, что вид акауле выносит в наших обычных условиях понижение температуры до —8°.

Этой комплексностью в работе, углубленностью, совершенно необходимой в такого рода исследованиях, и самой целеустремленностью мы объясняем открытия, выпавшие на долю советских исследователей. Ныне к этим методам работы переходят и за границей, и вслед за советскими экспедициями министерства земледелия США, Швеции и Германии отправили уже несколько экспедиций за картофелем в Кордильеры.

Путем большой коллективной работы, произведенной по определенному плану, за эти годы приведены в научную систему знания о сортах и видах важнейших культурных растений, интересующих СССР. Установлены впервые области концентрации сортового разнообразия, особенности отдельных районов с точки зрения селекционера, разработана по существу заново география культурных растений и, самое главное, фактически в распоряжении советской селекции ныне имеется огромный новый исходный видовой и сортовой материал, о котором мог только когда-либо мечтать селекционер.

Советскому селекционеру стали ныне ясными эволюционные этапы формообразования культурных растений; весь строительный материал, необходимый для создания сортов, теперь находится в распоряжении советского селекционера; мы знаем, где его в случае нужды можно дополнительно найти. Можно без преувеличения сказать, что советские растениеводы овладели ключами к мировым сортовым ресурсам. Вычеркнуть эти факты и достижения советского растениеводства, поднимающие советскую селекцию на новую ступень, не может даже тот, кто бы этого хотел.

Для приведения в порядок огромного собранного материала, для распознавания его нам пришлось проделать большую систематическую работу. При этом естественно, что для культурных растений, для сортов, она могла быть сделана только путем посевов, путем учета поведения видов и сортов в разных районах. Никем эта работа не была произведена ранее, это был неизбежный этап, без которого нельзя было приступить к серьезному селекционному освоению.

Современная систематика культурных растений, учитывающая внутривидовое сортовое разнообразие, требует новых методов включительно до цитологии. Различия по иммунитету к грибным заболеваниям позволяли нам иногда различать отдельные виды, трудно различимые морфологически. Работа систематика-классификатора — мало благодарное дело. Но каждому селекционеру, каждому семеноводу нужен определитель сортов и руководства по аппробации сортов.

Открыв континенты новых видов, разновидностей и рас, нетронутых селекцией и даже мировой ботаникой, советский исследователь должен был дать современную научную инвентаризацию собранного исходного материала. Нас упрекают в увлечении систематикой, но в нашем понимании систематика не самоцель, а средство, необходимое для овладения открытыми ресурсами. По важнейшим культурным растениям $^3/_4$ ботанических разновидностей заново вскрыты советскими исследователями.

Если для проведения практической селекции в СССР существует сеть в 160 селекционных учреждений, то в распределении научной

работы одной из обязанностей Всесоюзного института растениеводства должна быть помощь селекционеру в систематизации исходного материала для его правильного освоения. В основном эта работа заканчивается изданием капитального труда «Культурная флора СССР». Этот труд является не только определителем и перечнем видов, разновидностей и сортов, но также подытоживает результаты по мировой географии культурных растений.

Приступая к мобилизации исходного сортового материала в областях, как правило, отличных по условиям от наших земледельческих районов, мы не ждали сразу нахождения готовых сортов. Уже самое нахождение основных областей видообразования главнейших культурных растений на юге, характеризующихся сравнительно коротким световым днем, отличает их по условиям от наших северных районов. Нашей задачей было нахождение исходных видов и форм для улучшения современных сортов путем гибридизации.

Собранный обширный материал, исследованный в различных районах, вскрыл, однако, возможности использования значительного числа сортов непосредственно для введения в культуру.

Приведу несколько примеров.

В пределах Сирии и Палестины нами был установлен 9 лет назад своеобразный подвид твердой пшеницы, названный нами Хоранской. Он обратил на себя наше внимание прекрасным зерном, прочной соломой и своей устойчивостью к засухе. Испытанный в разных районах, этот вид оказался заслуживающим исключительного внимания в предгорных районах Азербайджана, заняв там первые места по урожайности, а также не плохо проявил себя в засушливых условиях Украины (в Аскания Нова), где он размножается в настоящее время. Из этого подвида Кировоабадской селекционной станцией (В. Н. Громачевский), где находится основной питомник пшениц Института растениеводства, были выделены линии, и в этом году крупнейший зерновой совхоз Азербайджана им. Орджоникидзе получил 45 тыс. ц этого сорта с площади 2900 га в условиях богары.

В производственном размножении на Украине находятся в настоящее время палестинские и тунисские твердые пшеницы.

Собранные нами в Алжире и Тунисе сорта овса, устойчивого к головне и ржавчине, ныне размножаются на сотнях гектаров в колхозах и совхозах Азербайджана. Собранное в полупустынных районах Палестины сорго оказалось наиболее засухоустойчивым и ныне размножается на тысячах гектаров в крайних условиях этой культуры в Нижнем Поволжьи. Собранные американским интродуктором д-ром Кук в индийских деревнях и горной Мексике образцы американского хлопчатника упланда под названием Акала,

полученные нами от него и переданные Средне-азиатской селекционной станции, явились родоначальниками наших современных 8-тысячных селекционных номеров, занимающих ныне сотни гектаров в Средней Азии. Добытые ВИР образцы самого длинноволокнистого хлопчатника в мире Си-Айланда ныне вошли в культуру в Азербайджане. Под ними было занято в этом году 240 га, а с будущего года они будут размножаться в Южной Туркмении. Около половины производимого в нашей стране хлопчатника обязано интродукции Института растениеводства.

Люцерна из горной Аравии (Иемен), отличающаяся убыстренным ростом, ныне вводится в совхозах Средней Азии в уплотненные севообороты с хлопчатником.

Ряд сортов зерновых бобовых и масличных (сафлор, клещевина, маш) из Афганистана, Западного Китая и Индии ныне введен в госсортофонд и принят стандартами.

Ряд бахчевых культур, ввезенных нами, занимает ныне тысячи гектаров.

Ряд сортов ячменя введен в государственные стандарты.

У нас нет сомнений в том, что через 2—3 года, пройдя малое и большое сортоиспытание, на наши поля выйдет еще ряд ценных сортов по различным культурам, выделенных из мировых ассортиментов, собранных в различных очагах земледелия.

Применением яровизации можно расширить границы южных культур и сортов. Если яровизация сравнительно мало эффективна на наших обычных сортах, то в отношении южных сортов она может дать, как показывает прямой опыт, значительный эффект.

Все селекционные станции СССР снабжены и снабжаются огромным сортовым и исходным материалом. Несмотря на большую проделанную работу, на сотни тысяч разосланных образцов, в деле снабжения были и продолжают быть дефекты. Они двусторонние. Нельзя отрицать известной скупости и неповоротливости отдельных специалистов. Дело снабжения требует исключительной аккуратности, но и те, кто получает материал, должны более бережно относиться к получаемым образцам, чего, к сожалению, не было во многих случаях. Строгие карантинные условия, существующие для ряда объектов в смысле получения их из-за границы, равно и рассылки в пределах нашей страны, недостаточно учитываются опытными учреждениями. Надо учитывать трудности в размножении южных культур, многолетних плодовых объектов, к мобилизации которых мы приступили в самое последнее время. Размножение исходного материала, в особенности учитывая разнообразие культур и огромные ассортименты, не может быть всецело перекладываемо на бюджет научного учреждения без выделения особых средств, как это было, к сожалению, до последнего времени. Быть

органом снабжения исходным материалом сложной советской селекционной системы, быстро растущей, — дело трудное, требующее особого внимания и специального бюджета.

Во всяком случае для перехода советской селекции на новый этап широкого применения внутривидовой гибридизации ныне созданы исключительные возможности, значительно большие, чем те, которые когда-либо имела иностранная селекция. Советский селекционер, по существу, имеет в своем распоряжении по важнейшим культурам огромный исходный сортовой материал, из которого он может строить сорта, необходимые для различных районов Советской страны. Самое главное в настоящее время — это изъятие из наличного исходного материала всего наиболее ценного для скрещивания. Если мы правильно решим эту задачу, — получим сорта, превосходящие те, которые мы имеем в настоящее время.

Учитывая все значение правильного подбора пар, или компонентов, для скрещивания, Всесоюзный институт растениеводства в последние годы, и в особенности в истекшем году, проделал большую работу по селекционной оценке исходного материала по важнейшим растениям.

Многие тысячи сортов, предварительно приведенные в ботанический порядок и исследованные путем посевов в разных районах, ныне при участии физиологов и фитопатологов разгруппированы на отдельные группы, характеризующиеся комплексом хозяйственных признаков. Работа производилась нами следующим образом: мы взяли прежде всего наиболее важную группу наших зерновых культур — пшеницу, ячмень, рожь, овес, зерновые бобовые и лен, в общем культуры Старого Света в их начальной эволюции, связанные с территорией Южной Азии и стран, окружающих Средиземное море.

По всем этим культурам собран почти исчерпывающий сортовой материал из всех стран, где они возделываются в настоящее время, включая Америку и Австралию. Весь огромный сортовой материал был изучен в посевах, с учетом важнейших свойств, как то: вегетационный период, различия по стадиям развития, по отношению к грибным заболеваниям. Особое внимание было уделено качеству зерна, химическому составу. Весь огромный сортовой материал, как и можно было ожидать, разбился на определенные экологические группы, соответствующие условиям их местопроисхождения и возделывания.

В основу дифференциации сортов на отдельные группы мы прежде всего взяли мировую карту земледелия. На всем земном шаре в настоящее время под земледельческой культурой занято около 7% всей суши, что равняется приблизительно 800 млн. га, из них половина представлена вышеперечисленными применявшимися ранее культурами.

Обычно земледельческие районы мира грубо разбиваются на климатические или экологические зоны. Общепринятая схема климатов земного шара Кеппена и более детальная экологическая карта земного шара, составленная Ацци применительно к пшенице, являются крайне схематичными и для целей оценки сортового материала мало пригодными. Нам пришлось, на основе личных наблюдений, учета климатологических данных и экологических особенностей сортов, разбить все земледельческие области мира, возделывающие пшеницу, ячмень, рожь, овес, зерновые бобовые и лен, на 60 агро-экологических областей. При выделении агро-экологических областей, наряду с особенностями климата, мы уделяли большое внимание роли человека, таким факторам, как поливная культура, механизация уборки, различие культуры в смысле интенсивности; так, китайские сорта пшеницы и ячменя отличаются, благодаря интенсивной культуре и селекции, своеобразными чертами, как многоцветность и безостость. Поливная культура решительным образом меняет условия и вырабатывает особые сорта, что особенно видно на примере высокогорных голозерных ячменей Средней Азии; средиземноморские сорта, благодаря благоприятным климатическим условиям, а также интенсивному отбору, отличаются крупнозернистостью. Современные стандарты аргентинских сортов пшеницы отличаются неосыпаемостью и неполегаемостью в связи с широким распространением комбайна.

В целом мы попытались, на основании всего комплекса знаний о земледелии отдельных стран, добытых экспедициями, на основе анализа климатических данных и, самое главное, на основании разностороннего исследования культурных сортов в их разнообразии, дать оценку мирового ассортимента под углом запросов практической селекции в целях выяснения, какие же компоненты для нас особенно интересны для гибридизации. Для большинства культур такого рода дифференциация не представляет больших затруднений. Такие культуры, как зерновые бобовые, даже лен, легко разбиваются на отдельные эколого-географические группы. Значительно сложнее дифференциация для таких культур, как пшеница и овес, которые в своей эволюции разбились на ряд видов, отличающихся по числу хромосом, притом нередко трудно скрещивающихся между собою. Помимо того, у пшеницы, как у ячменя и ржи, сорта практически резко различаются на озимые и яровые. Для иллюстрации проведенной работы приведем одну из наиболее кратких таблиц, составленную для твердых пшениц (стр. 650—651).

Основные различия, по которым различаются отдельные эколого-географические группы, главным образом сводятся к вегетационному периоду, различиям по стадиям развития, по иммунитету к важнейшим заболеваниям, засухоустойчивости, холодостойкости, качеству

зерна, словом — по всем основным свойствам, которые прежде всего интересуют селекционера и определяют урожайность и качество урожая. По каждой экологической группе мы наметили ряд сортов, число которых возрастает с увеличением разнообразия условий в пределах отдельных агро-экологических областей. Естественно, что в отношении таких культур, как пшеница, овес и ячмень, с которыми проведена большая мировая селекционная работа, нам пришлось, наряду с эколого-географическими группами, включающими преимущественно местные сорта, уделить достаточно внимания современным гибридным сортовым стандартам.

Таким образом к фактическому наличию исходного материала даны ключи для его селекционного понимания с целью вовлечения в скрещивание. Селекционер отныне имеет в своем распоряжении не только мировую коллекцию, но целую систему исходного сортового потенциала, построенную в интересах подбора пар. Если он работает, например, с твердой пшеницей, то он знает отныне, что для улучшения наших «Кубанок» большого внимания заслуживает гибридизация с Хоранской (сирийской) твердой пшеницей, которая обладает рядом ценнейших свойств, как прочная солома, засухоустойчивость, продуктивность колоса. Безостость, его интересующую, он находит в абиссинской группе твердых пшениц; если ему нужна крупнозерность, продуктивность зерна и иммунитет к ржавчине, то такими свойствами характеризуется обширная группа средиземноморских твердых пшениц.

При этом мы сделали попытку дать прежде всего агро-экологическую характеристику всех земледельческих районов земного шара, откуда приходится черпать сортовой материал, где ведется селекционная работа и где в культуру давно уже введены данные растения. С другой стороны, дана селекционная оценка ассортимента, свойственного данной агро-экологической области. В целом сделана попытка дать основу рационального подбора пар, учитывая наличие мирового видового и сортового потенциала, имея при этом в виду особенно придание нашим сортам иммунитета к болезням, холодостойкости и засухоустойчивости. Мы провели эту работу с 11 культурами; в дальнейшем имеем в виду перейти к другим культурам. При изучении географии сортового и видового разнообразия удалось подметить ряд правильностей, общих для различных культур. Экотипы разных растений, выработавшиеся в одинаковых условиях, выявляют много общего в отношении скороспелости, стадийности, холодостойкости, засухоустойчивости, иммунитета к грибным заболеваниям, что облегчает необходимость нахождения для селекции соответствующих форм. В прошлом выбор исходного материала в селекции шел в значительной мере случайно, интуитивно, путем догадки, ныне же, на основе проделанной большой

Твердая

Эколого-географи

Основные различия	Абиссинская (горная)	Иеменская (Аравия)	Сирийская (богарная)	Нижне-египетская (поливная)	Средиземноморская
	1	2	3	4	5
1. Длина вегетационного периода	Скороспелая	Очень скороспелая	Скороспелая	Скороспелая	Средне-спелая
2. Стадии развития:					
а) температурная	Короткая	Короткая	Короткая, средняя	Короткая	Длинная
б) световая	Длинная, средняя	Короткая	Короткая, средняя	Короткая, средняя	Длинная
3. Кустистость	Слабая	Слабая	Средняя	Средняя	Сильная
4. Солома:					
а) высота	Низкая, средняя	Низкая	Низкая	Низкая	Высокая
б) прочность	Средняя	Полегает	Прочная	Средняя	Средняя, прочная
5. Колос:					
а) размер	Средний	Средний	Мелкий	Средний	Крупный
б) плотность	Рыхлый и плотный	Рыхлый	Плотный	Средний, плотный	Средний, плотный
в) остистость	Остистый, безостый	Остистый	Остистый	Остистый	Остистый
6. Зерно:					
а) величина	Среднее, мелкое	Среднее, мелкое	Среднее	Среднее	Крупное
б) форма	Удлиненное	Удлиненное	Округлое	Овальное	Сильно удлиненное, часто серповидное
в) окраска	Красное, фиолетовое, белое	Красное	Белое, красное	Белое, красное	Белое, красное
г) устойчивость к прорастанию на корню	Прорастает	Прорастает	Прорастает	Прорастает	Устойчива
7. Продуктивность растения	Низкая	Низкая	Средняя, низкая	Средняя	Высокая
8. Холодостойкость	Холодостойка	Средне-холодостойка	Нехолодостойка	Нехолодостойка	Средне-холодостойка
9. Засухоустойчивость	Неустойчива	Средне-устойчива	Устойчива	Слабая	Средняя
10. Требовательность к теплу при созревании	Нетребовательна	Требовательна	Требовательна	Требовательна	Средне-требовательна
11. Устойчивость к болезням и вредителям:					
а) к бурой ржавчине	Восприимчива	Восприимчива	Слабо устойчива	Восприимчива	Устойчива
б) к желтой ржавчине	Восприимчива	Восприимчива	Неустойчива	Восприимчива	Устойчива
в) к стеблевой ржавчине	Устойчива	Устойчива (в силу скороспелости)	Устойчива (в силу скороспелости)	Слабо устойчива	Устойчива
г) к пыльной головне	—	—	—	—	Восприимчива
д) к твердой головне	—	—	Восприимчива	—	Устойчива
е) к мучнистой росе	Восприимчива	Восприимчива	—	—	—
ж) к гессенской мухе	—	—	Слабо устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива
12. Особенности данной группы	Большое число сосудисто-волокнистых пучков в колеоптиле. Фиолетовая окраска всходов. Общее сходство по экологическим и морфологическим признакам с мягкими пшеницами	Высокая требовательность к теплу во второй стадии	Идеальная форма зерна. Наличие форм без воскового налета	—	Разнообразие группы можно подразделить на: 1) Сардинию, Сицилию, Южную Италию, Южную Испанию (более рыхлые) и 2) Алжир, Тунис, Марокко (более плотные)

пшеница
ческие группы

Атласская (горная Марокко)	Кипрская (горная)	Анатолийская (горная внутренняя)	Эгейская (Греция, Западная Анатолия)	Восточно-европейская (степная Кубанка)	Полуозимые и озимые	
					Дагестанская (включая Азербайджан)	Македонская
6	7	8	9	10	11	12
Средне-спелая	Скороспелая	Средне-спелая	Позднеспелая	Среднеспелая	Позднеспелая	Позднеспелая
Средняя	Короткая, средняя	Короткая, средняя	Длинная	Средняя, короткая	Длинная	Длинная
Средняя	Средняя, короткая	Длинная	Средняя	Длинная	Средняя и короткая	Средняя и короткая
Средняя	Средняя	Средняя, стелющаяся	Сильная	Средняя	Сильная	Сильная
Средняя	Средняя и низкая	Средняя	Высокая	Средняя	Высокая	Высокая
Не полегает	Средняя	Средняя	Полегает	Средняя	Не полегает, средняя	Полегает, средняя
Крупный Плотный	Средний Рыхлый и плотный	Средний Рыхлый	Крупный Средний	Средний и рыхлый	Крупный Средний	Крупный Средний
Остистый	Остистый	Остистый	Остистый	Остистый	Остистый	Остистый
Крупное	Среднее	Среднее	Крупное	Мелкое, среднее	Крупное	Крупное
Овальное	Овальное	Удлиненное	Удлиненное	Овальное	Удлиненное	Удлиненное
Белое, красное Устойчива	Белое, красное Слабо устойчива	Белое, красное Слабо устойчива	Белое —	Белое, красное Слабо устойчива	Белое, красное Устойчива	Белое, красное Устойчива
Высокая	Средняя	Средняя	Высокая	Средняя	Высокая	Высокая
Холодостойка Средняя	Среднехолодост. Средняя	Холодостойка Средняя	Средне-холодостойка Выше средней	Средне-холодостойка Средняя	Холодостойка Слабая и средняя	— Слабая, средняя
Слабо требовательна	Мало требовательна	Слабо требовательна	Требовательна	Средне-требовательна	Средне-требовательна	Средне-требовательна
Слабо устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива	Устойчива	Очень устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива
Слабо устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива	Устойчива	Устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива
Слабо устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива	—	Слабо устойчива	Восприимчива	Восприимчива
—	—	—	—	Устойчива	—	—
—	—	—	—	Устойчива	—	—
—	Восприимчива	Устойчива	Устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива	Слабо устойчива
—	—	—	—	—	—	—
Сравнительно осыпается. Зерно заключено в тонкой чешуе	—	Устойчива к фузариозу, нетребовательна к теплу, стелющийся куст. Отзывчива на свет	Близкие к полуозимым, а вообще напоминает Кубанку	Высокое качество зерна	Озимость и полуозимость	Озимость и полуозимость. Зимостойкость

коллективной работы, хотя и несовершенной, исследователь знает мировой видовой и сортовой потенциал важнейших культурных растений, он находится в его распоряжении, он проработан с точки зрения селекции.

Проведенная большая коллективная работа, заканчивающаяся в настоящее время оформлением, дает возможность селекционеру осмысленно и экономно выбирать наиболее подходящие сочетания. Составленные таблицы по отдельным культурам резюмируют наши современные знания о мировом исходном сортовом и видовом потенциале главнейших культурных растений; они являются основой для рационального подбора пар при скрещивании. Учитывая советский и мировой опыт, можно наметить определенные наиболее целесообразные скрещивания для различных районов.

Конечно, признаки не однозначны генам; фенотип не есть генотип, но в то же время фенотип в большей мере отображает генотип, и исследование в одинаковых условиях различных сортов и изучение в различных географических точках сортов дают возможность судить о генотипических различиях. Возможно, конечно, в результате гибридизации появление ценных новообразований, но и они подчиняются определенным правилам. Известно, что при скрещивании различных форм, в особенности разных эколого-географических типов, появляются более скороспелые формы, чем родительские. Анализ стадии развития родительских форм позволяет предугадывать такую возможность.

В нашей работе под циклическим скрещиванием с ячменями мы установили, что при определенных скрещиваниях различных эколого-географических типов зазубренных ячменей с грубыми остями, мало пригодными для кормления скота, появляются гладкоостые формы, особенно ценные в кормовом отношении. Появление их подчиняется определенным менделевским правилам, и создание их не представляет никаких затруднений.

При проведении ряда скрещиваний с мягкими пшеницами О. К. Фортунатовой удалось получить в определенных сочетаниях формы с выполненной соломой, чрезвычайно стойкие к поражению пилильщиков, т. е. получить признак, отсутствующий у исходных родительских форм. Ей же удалось показать циклическими скрещиваниями, что при некоторых определенных сочетаниях от остистых форм получаются безостые формы.

В тех случаях, когда необходимо изменить лишь какой-нибудь отдельный признак, не меняя общей конституции сорта, наиболее целесообразно скрещивание возможно близких форм в пределах одного и того же экологического типа. Таким путем идет в последние годы шведская селекция, хотя следует отметить, что решительные достижения Свалефской станции по пшенице связаны с применением гибридизации резко различных экологических типов.

Естественно, что при подборе пар всемерно должно использоваться учение о стадийности. Самая возможность заставить произрастать поздние формы в тех районах, где обычно они не произрастают, путем применения яровизации расширяет чрезвычайно селекционные возможности, что практически было невозможно еще в недалеком прошлом.

Большой советский коллектив селекционеров, правильно распределив работу, может в короткое время провести огромную работу по выявлению селекционных возможностей путем планомерного подбора исходного материала. Мы попытались всемерно облегчить правильный подбор исходного материала, указать наиболее ценные группы, которые обычно уходили из поля зрения мировой селекции. Так, например, исходя из нашего анализа пшеницы, селекционер для большинства районов не может пройти мимо мягких пшениц Китая, обладающих комплексом ценнейших свойств, как быстрый налив зерна, иммунитет к ржавчине, многоцветковость и зимостойкость. При работе на зимостойкость в степных районах нельзя пройти мимо сортов озимой пшеницы Западного Китая.

Концентрируя внимание наших зональных селекционных станций на проведении наиболее перспективных практически сочетаний, применительно к их районам, наши центральные учреждения должны в кратчайшее время вскрыть генетические возможности исходного материала, подобранного ныне в определенные системы и поэтому могущие быть охваченными сравнительно экономно в короткое время. До сего времени генетика работала на случайном выборочном материале, ныне она имеет возможность полного охвата культур и тем самым создания действительно генетических основ селекции.

Раздел внутривидовой гибридизации представляется нам основным на ближайшее время в плановой селекции по главнейшим полевым культурам. Работа селекционера должна проводиться в комплексе с генетикой, физиологией, фитопатологией, технологией и биохимией. Правильное распределение работы и генетический учет процесса формообразования в результате гибридизации приведут в кратчайшее время к крупным практическим и научным результатам и поднимут советскую селекцию на новую высоту.

При селекции перекрестноопыляющихся растений гибридизация пока применялась сравнительно мало, особенно у растений, размножающихся семенами. Помимо обычного группового и массового отбора при селекции перекрестноопыляющихся растений в последние годы в широком масштабе начато применение инцухта. При этом инцухт применяется как метод узкородственного разведения для закрепления ценных свойств, так и для выявления новых форм. Мировой и советский опыт применения инцухта за последние десятилетия дает возможность подытожить наши знания в этой области. В от-

ношении облигатно перекрестно-опылителей, как рожь, клевер и ряд кормовых злаков, практика применения инцухта не дает оснований рекомендовать этот метод для широкой практической селекции. Хотя этим методом и вскрыты значительные различия в пределах популяций по степени перекрестно-опыляемости, обнаружены неизвестные ранее самоопыляющиеся формы и выявлены интересные новообразования, например иммунные формы, тем не менее низкая семенная продуктивность инцухтированных растений и депрессия не обеспечивают создания в короткое время путем инцухта необходимых продуктивных сортов. Отдельные удачные случаи применения инцухта, например выведение Треси в Америке сахарной свеклы, устойчивой к вирусу курчавости, потребовали 17 лет работы.

Опыт применения метода инцухта ко ржи, клеверу и тимофеевке, применявшийся Всесоюзным институтом растениеводства, не дал практических результатов, хотя и вскрыл наличие отдельных групп, более склонных к самоопылению, равно как многие ценные новые свойства включительно до иммунитета к болезням.

Применимость инцухта возрастает с приближением растений к самоопыляющимся при повышении семенной продуктивности, при принудительном самоопылении. Культурные растения представляют целую градацию от облигатно перекрестно-опылителей, как рожь и клевер, до типичных самоопылителей, как пшеница, лен и горох. Даже в пределах видов приходится различать отдельные группы сортов, более или менее склонных к самоопылению. Так, например, по работам А. М. Негруля отдельные сорта винограда при инцухте не выявляют депрессии.

Наше расхождение с Одесским генетико-селекционным институтом в этом отношении, повидимому, главным образом заключается в понимании инцухта, который мы берем в его обычном толковании биологами, зоотехниками и селекционерами, разумеющими под ним узкородственное разведение, а не только как метод выявления новообразований и их закрепления. Вред инцухта в категорической форме не подтверждается фактами. Известно, что многие виды растений, как диких, так и культурных, размножаются бесполым путем. Обыкновенный одуванчик, размножающийся бесполым путем, занимает тем не менее огромные пространства. Многие виды растений характеризуются закрытым клейстогамным цветением. Многие группы организмов, как бактерии и грибы, размножаются бесполым путем, что не уменьшает их исключительной жизнеспособности.

Что касается явлений генетического вырождения сортов самоопыляющихся растений, на которые указывает в последнее время акад. Т. Д. Лысенко, то мировая практика в этом отношении не дает точных указаний о распространенности такого рода явлений у пшеницы, ячменя, овса и других растений. Практикующееся

обновление сортов нередко вызывается их засоренностью, накоплением болезней, ухудшением семенного материала в результате низкой культуры. При правильно налаженном семеноводстве, регулярной очистке семян генетического вырождения не наблюдалось. Ряд лучших селекционных сортов, как, например, сорта овса «Победа» и «Золотой дождь», выведенные более 40 лет назад, до сих пор, при правильном семеноводстве, не обнаруживают следов вырождения.

Новейшие данные по культуре пшеницы в США, приводимые д-ром Кларком в последнем ежегоднике Департамента земледелия (1936), показывают, что не менее половины всей площади, занятой под пшеницей, засевается сортами, насчитывающими давность культуры от 50 до 100 лет. Известный сорт средиземноморской пшеницы, введенный в культуру США в 1819 г., еще в 1919 г. занимал более 1 200 000 га. Ввезенная в США в 1873 г. крымская пшеница под названием «Турецкой» до сих пор занимает более 6 000 000 га. Селекционный сорт озимой пшеницы «Фульц», переданный в производство в 1862 г., занимал в 1934 г. более 700 000 га. Гибридный сорт пшеницы «Фулькастер», выведенный в 1886 г., занимал еще в 1934 г. около 600 000 га. Известный английский чистолинейный сорт пивоваренного ячменя «Шевалье», выведенный из нескольких семян в 1823 г., до недавнего времени занимал более половины площади под пивоваренными ячменями в Англии, Таких примеров можно привести очень много. В нашей 25-летней практике ежегодных посевов мы не наблюдали явлений вырождения у самоопыляющихся растений.

Отсюда мы думаем, что первоочередной задачей являются правильная организация сортового семеноводства в колхозах и совхозах, решительный поворот в сторону нормальной организации очистки семян, чистосортность, борьба за хороший сорт. Эти мероприятия нам представляются более важными, более первоочередными, чем проведение внутрисортовых скрещиваний, к тому же при нередкой засоренности и недостаточной чистосортности посевов.

Конечно, понятие чистой линии и у самоопыляющихся растений — условно. Сам Иогансен, введший это понятие, не разумел его как абсолютное. Чистые линии отбираются по определенным признакам и возможно, что являются гетерозиготными по другим недостаточно учитываемым признакам. Отсюда — теоретически возможность на новых фонах выявления генетического разнообразия современных чистолинейных сортов. Возможно также, что в некоторых случаях внутрисортовые скрещивания могут дать положительные результаты в смысле гетерозиса, но, во-первых, гетерозис появляется в первых поколениях и нивелируется в позднейших генерациях, далее, при скрещиваниях близких форм возможно как повышение, так и понижение продуктивности и нейтральное отношение. Какие сорта могут дать положительную реакцию, мы не знаем. Отсюда — необходимость

точных опытов в этом направлении, которые прежде всего надлежит провести селекционным станциям на различных сортах при условии максимальной точности, чистосортности и наличия контрольных делянок и проследить их на нескольких поколениях.

Переходим к разделу отдаленной гибридизации. Советская селекция, поставленная в суровые условия континентального климата, не могла не остановиться на попытках радикальной переделки растений путем отдаленной гибридизации. Самые дерзкие сочетания связаны с применением отдаленной гибридизации. В эволюции видов и родов отдельные контрастные ценные свойства обычно расположены по разным видам и родам. И. В. Мичурин первый в нашей стране начал работу с отдаленной гибридизацией и путем многолетнего упорного труда добился больших результатов. Общеизвестны результаты Саратовской и Омской станций (акад. Мейстер, д-р Цицын, тов. Верушкин и др.). Замечательные факты установления гомологичности хромосом у некоторых видов пырея и пшениц показали возможности, недооценивавшиеся в прошлом мировой селекцией и генетикой. Исследования проф. Г. Б. Карпеченко и других генетиков показали возможность восстановления плодовитости бесплодных гибридов путем удвоения хромосом.

Раздел отдаленной гибридизации, несмотря на его трудность, должен быть решительно введен в план селекционной работы, не говоря уже об объектах, вегетативно размножаемых, где он исключительно перспективен. Всесоюзный институт растениеводства, придавая исключительное значение этому разделу, настойчиво ведет большую работу в этом направлении на различных объектах, как пшеница, картофель, плодовые, ягодные и бахчевые. Из практических достижений последнего времени укажем на получение Майкопской станцией Всесоюзного института растениеводства гибридов подсолнечника и земляной груши, обладающих высокой продуктивностью клубней и большой вегетативной массой, превышающей исходные родительские формы. Помимо этого, полученные гибриды обладают иммунитетом к ржавчине и содержат в листьях до 3.7% каучука. В этом году получено около 500 кг клубней этих гибридов. Укажем на плодовитые гибриды между диким пустынным горьким арбузом-колоцинтом и культурными формами. Новые выведенные сорта лишены горечи, вполне съедобны, в 1937 г. поступают в размножение и широкое испытание в пустынях Каракум и в Приаралье. Синтетически путем скрещивания твердой пшеницы и алжирского вида эгилопс (*Aegillops ventricosa*) получена мягкая пшеница (О. Н. Сорокина).

Наше расхождение с акад. Г. К. Мейстером по вопросу отдаленной гибридизации состояло не в том, что мы недооценивали отдаленную гибридизацию, а исключительно в том, что в плановой

практической селекции мы рекомендуем в первую очередь скрещивания близких видов с одним и тем же числом хромосом, как дающие плодовитые гибриды и выявляющие свободное комбинирование необходимых свойств без дисгармонии, свойственной отдаленным гибридам в первых поколениях. Открытие большого числа новых видов пшениц и других культурных растений дает в этом отношении большие возможности, не прибегая к более трудным отдаленным скрещиваниям. Мы считаем необходимым в первую очередь, по возможности, использование близких скрещиваний.

Отдаленная гибридизация, как правило, требует возвратных скрещиваний. Нередко приходится прибегать к сложным скрещиваниям. Ценные сорта междувидовых гибридов пшеницы, выведенные в Америке, например «Тетчер», представляют собой результат сложной гибридизации с участием нескольких родительских форм. Первоочередной задачей генетики, научившейся уже получать плодовитые формы путем удвоения хромосом, является разработка путей получения необходимых сортов.

Мы исчерпали основные методы советской селекции. Искусственное получение мутаций растений путем применения рентгеновых лучей и других факторов пока еще, несмотря на сравнительно широкое применение в последние годы, находится все еще в экспериментальной стадии. В отдельных случаях получаются ценные формы, но в основном этот метод не дал того, чего можно было бы от него ждать. Таковы результаты советской и мировой практики. Таковы результаты работ и Всесоюзного института растениеводства. Рекомендовать этот метод для широкой селекционной практики пока нет оснований, тем более, что внутривидовая и междувидовая гибридизация дают неизмеримо большие возможности для селекции. Теоретически, конечно, путь получения мутаций представляет большой интерес, и в этой области надо упорно работать некоторым из наших центральных учреждений. Возможно, будут найдены новые пути овладения изменением генотипа. Пока этот раздел находится в начале экспериментальной разработки.

В отношении различных культур советская селекция находится на различных этапах своего развития. Если для важнейших полевых культур первоочередной стала задача внутривидовой и даже отдаленной гибридизации, то в отношении других объектов нам еще приходится использовать преимущественно местный ассортимент, включительно до местных диких ресурсов. По ряду плодовых объектов в пределах нашей страны имеются замечательные ресурсы, мало использованные в виде местных культурных сортов и диких форм. По грецкому ореху и миндалю в пределах Копет-Дага и горных районов Киргизии и Казахстана обнаружены замечательные формы, пригодные для непосредственного взятия в культуру. То же

относится к фисташке. В этом году под руководством Туркменской станции Всесоюзного института растениеводства (П. Н. Богушевский) закладываются тысячи гектаров плодовых насаждений в горах Копет-Дага из лучших ассортиментов дикого миндаля и дикой фисташки.

Совершенно исключительное значение имеют наши советские ресурсы диких бобовых и злаковых кормовых растений. Опыт как советской селекции, так и США и Канады показывает, что в этом отношении Советская страна занимает исключительное место, не имея равной себе по исходным видовым и сортовым ресурсам кормовых растений умеренной зоны. В пределах нашей страны находятся мировые ресурсы по красному клеверу, люцерне, эспарцету, многим кормовым злакам. К сожалению, задача освоения видовых и сортовых ресурсов кормовых диких растений еще мало затронута ботаниками. Селекционерам и растениеводам самим приходится приступить к решению этой сложной задачи. Уже первые подходы Всесоюзного института растениеводства к исследованию диких кормовых ресурсов вскрыли факты исключительной значимости, обнаружив в пределах Кавказа локализацию основного видообразовательного процесса люцерны и тем самым установив богатейшие источники исходного материала (д-р Е. Н. Синская). Большие коэффициенты размножения кормовых трав позволяют быстро использовать эти ресурсы. Дикие и культурные формы эспарцета в Закавказьи выделяются исключительной продуктивностью.

В отношении таких культур, как субтропические, большие результаты даст еще прямая интродукция как в смысле приобретения готовых иностранных стандартных сортов, так и в смысле поисков ценных форм в основных областях происхождения этих культур.

* * *

Из всего вышеизложенного ясно видно, что, несмотря на свою молодость, советская селекция имеет исключительные возможности для быстрого развития и решения огромных задач, перед нею поставленных.

Селекция действенна только тогда, когда она связана органически с семеноводческой системой. Укрепляя селекцию, поднимая ее на большую теоретическую высоту, одновременно необходимо уделить исключительное внимание государственному и колхозному семеноводству.

Широкий кругозор необходим советским селекционерам для того, чтобы в короткое время разрешить крупные задачи. Плановая государственная система селекции и семеноводства, мощная сеть селекционных учреждений, огромный новый исходный видовой и сортовой материал, ставший доступным селекционеру, и, наконец, сильная

теория,— все это обеспечивает решение поставленных перед советским селекционером крупных практических задач. Помимо спорных вопросов в тех областях, где еще недостаточно решающего опыта, у нас много совершенно бесспорного, и для советских селекционеров, по существу, совершенно ясны в основном пути, по которым нужно развивать селекционную работу.

Обсуждая методы и теорию, будем выковывать еще более сильное оружие для борьбы за высококачественную продукцию, за устойчивое земледелие, за решение великой задачи, которую поставил перед нами так ясно и определенно наш великий учитель тов. Сталин.

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНОЕ СЛОВО акад. Н. И. ВАВИЛОВА ПОСЛЕ ПРЕНИЙ ПО ДОКЛАДУ «ПУТИ СОВЕТСКОЙ СЕЛЕКЦИИ»

Мой доклад имел целью охватить критические основные этапы советской селекции растений. Эта тема взята нами ввиду наличия разногласий по ряду основных положений, помимо тех вопросов, которые затронуты в докладе акад. Т. Д. Лысенко. Мы рассмотрели в своем докладе преимущественно кардинальные вопросы селекции, как значение местных сортов, роль интродукции иностранных сортов, исходного материала, и гибридизацию, как основной метод современной селекции. Остановлюсь на дополнительных вопросах, выдвинутых в дискуссии.

Мы сознательно в своем докладе не остановились на законе гомологических рядов в наследственной изменчивости, опубликованном нами в 1920 г. Семнадцать лет — большой срок, особенно в нашей стране, и, казалось, можно итти дальше. Наши оппоненты указывают на необходимость ревизии закона гомологических рядов. Попытаемся это сделать.

На наше поколение биологов, селекционеров и агрономов исключительное влияние имел К. А. Тимирязев, в своих блестящих лекциях и трудах популяризировавший и развивавший дарвинизм. Как генетики и селекционеры, методологически мы учились первые десятилетия этого века у де-Фриза, Иогансена, Бетсона, Нильсона-Эле, т. е. у самых крупных оригинальных исследователей того времени, основоположников современной генетики. Введение эксперимента и изучение наследственности в XX в. быстро расширило представление биологов о наследственности. Ряд начальных ошибочных установлений основоположников генетики был последовательно изжит на протяжении последних трех десятилетий в результате решающего значения прямого опыта.

Чтобы понять исторически ход развития идей современной генетики и биологии, надо учесть быстрый рост экспериментальных знаний за последние три десятилетия. Надо вспомнить, что учение Иогансена, развитое в первом десятилетии этого века, революционизировало селекцию, изменив всю методику селекционного процесса. Селекция стала значительно более эффективной; крупнейшие достижения современной советской и мировой селекции обязаны Иогансену. Ныне в свете новых фактов поставлен вопрос о ревизии учения о чистых линиях.

Утверждение менделизма в начале XX в. сопровождалось борьбой с рутиной старых метафизических представлений о наследственности. Первая книга Бетсона «Менделевские принципы наследственности» в значительной мере была посвящена уничтожающей критике противников менделизма.

Проходит период, если так можно выразиться, элементарного менделизма, когда наши учителя пытались все свести к простым менделевским отношениям. Мы учились в Англии у известного генетика-селекционера Биффена. Я вспоминаю споры, которые мне пришлось вести с моим учителем, непременно пытавшимся укладывать в элементарные отношения (3 : 1) все явления расщепления по иммунитету к грибным заболеваниям. Даже расщепления у межвидовых гибридов он пытался укладывать в простые отношения. В конце концов мы разошлись в методологии. Вспомним установленные Бетсоном и Пеннетом явления связанной наследственности, впоследствии подтвержденные хромосомной теорией Моргана. Бетсону генетика обязана установлением подчиняемости менделевским законам явлений наследственности у животных. В то же время его гипотеза о присутствии и отсутствии гена и тем самым упрощенное толкование наследственности были отвергнуты новейшими экспериментальными исследованиями. Также неприемлемыми ныне являются его представления об эволюции, как о развертывании сложной начальной наследственной субстанции. Выдвигая эту мысль, правда, почти мимоходом, он основывался на учете экспериментальных данных своего времени. Эти данные, однако, в наше время не представляются убедительными; они привели крупнейшего исследователя к неправильным выводам.

Вспомним, далее, борьбу с мутационной теорией, появление в 1916 г. книги Лотси «Эволюция путем гибридизации», в которой он отрицает творческую роль мутаций. Почти целое десятилетие шла борьба против мутаций, как серьезного формообразующего фактора. Основной объект, над которым работал де-Фриз — энотера, оказался гетерозиготным, неподходящим для выяснения законов мутаций. Многие мутации оказались сводимыми к явлениям расщепления.

На пороге второго и третьего десятилетий утверждается хромосомная теория наследственности.

Де-Фриз первый развил идею об изменчивости наследственного вещества путем мутаций. Дальнейшие исследования, однако, не подтвердили выводов де-Фриза, и первые десятилетия в основном приводят экспериментаторов к признанию значительной стабильности генов. Это утверждение поколеблено лишь классическими работами проф. Меллера в 1926—1927 гг., в которых он блестяще экспериментально доказал возможность искусственного получения мутаций путем рентгеновых лучей.

Все эти этапы показывают, как, на основе эксперимента, изменялась концепция гена, понятие о стабильности генов. Эти изменения отображались и на наших концепциях о наследственной изменчивости и происхождении культурных растений. Изменчивость генов недостаточно учитывалась в нашем первом изложении закона гомологических рядов, а также в учении о «Центрах происхождения культурных растений» (1926 г.).

Акад. Лысенко выдвигает новое положение о том, что ген весьма изменчив, что его можно изменить по желанию экспериментатора и в определенном направлении. Пока для этого нет точных экспериментальных данных; может быть, тов. Лысенко в дальнейшем покажет экспериментально возможность таких изменений, это будет новым этапом, который мы будем приветствовать, но пока этот этап для нас, генетиков и селекционеров, не доказан, и в экспериментальном доказательстве этого положения—все трудности и все наши расхождения. Никто не оспаривает в настоящее время в генетике изменчивости генов, она доказана, в особенности трудами проф. Меллера и школой Моргана, но положения Меллера и школа Моргана резко расходятся с утверждениями Т. Д. Лысенко. Никто не показал до сих пор точно возможности направленных мутаций. Работы Йоллоса в этом отношении оспариваются более точными экспериментаторами. Возможность адэкватных изменений наследственности никем не доказана и противоречит современным представлениям генетики. Чтобы опровергнуть сложившиеся представления генетиков, нужен точный эксперимент. Его мы не знаем.

Переходя к ревизии наших представлений, изложенных в первом издании закона гомологических рядов, нужно учесть исторические этапы генетических знаний. В то время мы представляли ген более стабильным, чем в настоящее время, после работ проф. Меллера. Лишь впоследствии были накоплены экспериментальные данные, показывающие, что и у родственных видов сходственные признаки нередко обусловливаются различными генами. Закон гомологических рядов вырос прежде всего на основе наших исследований по систе-

матике культурных растений, и он чрезвычайно облегчил работу систематика и классификатора в смысле охвата внутривидового многообразия.

Проф. Кренке затронул вопросы о приоритете. Дарвин, как известно, уделил внимание аналогичной или параллельной изменчивости в главе о законах наследственности. По мнению проф. Кренке, Дарвину принадлежит приоритет закона гомологических рядов. В расширенном издании гомологических рядов, опубликованном в 1922 г., мы уделили достаточно внимания истории изучения параллельной изменчивости. Вопросы приоритета особенно странны в отношении позаимствования у Дарвина, труды которого общеизвестны.

Самую главу об аналогичной или параллельной изменчивости Дарвин начинает с определения названия.

«Этим названием,— пишет Дарвин,— я хочу выразить, что тождественные признаки иногда случайно появляются у различных разновидностей, или пород» (перевод Тимирязева). Дарвин определенно указывает именно на случайное (время от времени) появление параллельной изменчивости. При этом сам же Дарвин указывает на энтомолога Уольша, установившего закон равномерной изменчивости. В специальной работе Уольша по систематике сетчатокрылых этому закону уделено очень мало места. Указав на закон и дав ему краткую формулу, Уольш не развил его. В этом отношении гораздо более существенны в смысле предшествовавших работ исследования Дюваль Жуф применительно к злакам и ситниковым. Укажем на итальянского миколога Саккардо, положившего явления аналогичной изменчивости в основу своего монументального труда о грибах. Есть и другие предшественники. Спорить о приоритете мы не считаем необходимым. Особенно много уделяющий внимания этому вопросу проф. Кренке пишет в книге «Феногенетическая изменчивость» (1935 г.), стр. 182: «...мы указывали еще в 1927 г., что крупная заслуга акад. Н. И. Вавилова состоит в том, что он: 1) со всей остротой восстановил эту проблему, 2) вновь подтвердил общий закон Чарльза Дарвина (генотипический параллелизм) чрезвычайно большим конкретным материалом, 3) вместе с Бауром более выпукло, хотя и без достаточной теоретической базы, продемонстрировал формообразовательное значение генотипической параллельной изменчивости и, что самое главное, 4) оценил этот закон с практической стороны». Удовлетворимся этим по вопросу о приоритете.

Закон гомологических рядов, как это обычно бывает, в первой своей формулировке, может быть, был излишне категорическим. Таково было тогда состояние генетики, ибо мы в то время думали, что гены идентичны у близких видов; в настоящее время мы знаем, что это далеко не всегда так, что и близкие виды могут, при нали-

чии сходных внешне признаков, характеризоваться многими различными генами. Мы мало уделили внимания роли отбора, сосредоточив внимание на самой изменчивости. Это объясняется тем, что при изучении культурных растений нам пришлось столкнуться с поразительными параллелизмами, до деталей включительно. Факты показали наличие в природе в сохраненном виде большого числа звеньев, в особенности в условиях культуры. В позднейших изданиях мы вносили необходимые коррективы и дополнения.

Самое название «гомологические ряды» подразумевало обусловленность их генетическим родством. Этим названием мы подчеркивали совершенно определенно эволюционное значение закона.

Должен сказать, что совершенно неправильно утверждение, что закон гомологических рядов играл роль «Прокрустова ложа», в которое мы пытались уложить наследственную изменчивость. На самом деле фактически и исторически дело обстояло совершенно иначе.

Сопоставление рядов в наследственной изменчивости различных видов и родов заставило искать теоретически вероятные формы. В результате таких поисков было вскрыто огромное разнообразие, не известное до установления закономерностей в изменчивости. Исторически роль закона гомологических рядов в применении к культурным растениям состоит именно во вскрытии разнообразия, выяснившегося при широких географических изысканиях. Закон гомологических рядов помог привести в порядок, в систему многообразие культурных и диких форм, выработавшихся в процессе эволюции. В первую очередь применение закона было направлено на качественную изменчивость. В последние годы мы уделили большое внимание количественной изменчивости, имея в виду в дальнейшем опубликовать специальные исследования.

Во всяком случае закон гомологических рядов имеет большое значение прежде всего для систематизации внутривидового разнообразия как диких, так и культурных организмов; он помогает и облегчает охватывать систему разнообразия, позволяет установить общие линии развития. Он приложим не только для систематизации разнообразия видов, уже существующих в природе, но и для исследования вновь возникающих форм; закон гомологических рядов действенен в отношении искусственных мутаций; он полностью подтвердился в отношении полученных мутаций у дрозофилы. При установлении закона гомологических рядов мы учитывали прежде всего его значимость для приведения в систему внутривидового разнообразия. С самого начала мы указывали на специфику видов; в дальнейших изданиях закона гомологических рядов это еще более было развито в учении о видовых и родовых радикалах, резко подчеркивающем значимость видовых и родовых особенностей.

Само собой разумеется, что закон гомологических рядов не ограничивает и не ограничивал деятельности селекционера. Автор закона гомологических рядов никогда не считал, что можно с точностью до миллиметра, исходя из правильности параллельной изменчивости, угадывать длину волокна у различных видов хлопчатника. В селекции закон гомологических рядов имеет значимость в том отношении, что указывает, в каком направлении можно работать в смысле создания новых форм, отнюдь не определяя границ количественной изменчивости. Он вскрывает внутривидовой состав видов, облегчая селекционеру ориентироваться в исходном материале. Линнеевские виды в нашем понимании, на основе закона гомологических рядов, представляют собой сложные подвижные системы, дифференцирующиеся в пространстве и во времени. В отношении культурных растений сама собой очевидна роль человека в отборе и создании форм по его воле.

Никаких виталистических элементов в опубликованном нами в 1920 г. законе гомологических рядов не было и не могло быть, ибо он прежде всего представлял формулу точных фактов, основанных всецело на эволюционном учении.

Перехожу к учению о «Центрах происхождения культурных растений». Мы взяли на себя трудную задачу мобилизации растительных ресурсов земного шара. Нашей поисковой работе за пределами Советского Союза предшествовали исследования местных культурных растений. В докладе мы уже указывали, что наши селекционные станции, при помощи Бюро прикладной ботаники, еще 26 лет назад приступили к изучению и использованию местных сортовых богатств и изъятию из них лучших линий. В дальнейшем мы уделили и уделяем большое внимание исследованию местных сортов.

Из 180 экспедиций, проведенных за последнее десятилетие Всесоюзным институтом растениеводства, 29 были проведены за границей, а остальные внутри Советского Союза. Фактически все края, области и республики, входящие в Советский Союз, были охвачены исследованиями.

Все учение о «Центрах происхождения культурных растений» фактически было совершенно самостоятельно разработано советскими исследователями. Эта область в прошлом была совершенно нетронута наукой. Указания де-Кандоля лишь в самых общих чертах указывали родину культурных растений в пределах континентов. Многие из положений де-Кандоля оказались совершенно неправильными. Гризебах, Виллис и Энглер в своих географических исследованиях мировой флоры совершенно не затрагивают культурных растений. Специфической особенностью наших исследований является введение так называемого дифференциального ботанико-генетического метода, поскольку в отношении культурных расте-

ний нас интересуют не только ареалы видов и родов, но прежде всего составляющие виды разновидности и расы. В этом направлении советские исследователи пошли совершенно самостоятельно. Крупные открытия, выпавшие на долю советской науки, обусловливаются именно нетронутостью этой области, как это показано в нашем докладе на примере картофеля и пшеницы.

Коллектив Всесоюзного института растениеводства взялся за трудную задачу собирания по определенному плану сортовых ресурсов земного шара по всем важнейшим культурам, интересующим Советский Союз. Для этой цели нужно было пройти в короткое время мало исследованные земледельческие области. Горные районы, к которым примыкает большинство древних областей мира, включая наш Кавказ и Среднюю Азию, представляют значительные трудности для исследования в силу разнообразия условий, отсутствия удобных путей сообщения и, наконец, разнообразия сортов. Мы делали ошибки в направлениях первые годы. Экспедиция проф. Писарева была направлена в 1923 г. в Монголию. В настоящее время нам совершенно ясно, что было бы целесообразнее направить ее сразу во внутренний горный Китай. На ходу исследований выяснились детали географии отдельных культур. Даже по таким растениям, как пшеница, наши представления изменялись на протяжении последнего десятилетия, ежегодно пополняясь фактами. Обширные ареалы, занимаемые такими культурами, как пшеница, уже в течение многих тысячелетий, привели к дифференциации их на множество видов и сортов. Лишь постепенно, шаг за шагом, выяснился генезис данных культур, значение вторичных очагов, точная локализация первичных очагов, взаимоотношения отдельных очагов формообразования.

Потребовались годы для того, чтобы привести разнообразие видов и сортов в систему, выяснить хозяйственную и селекционную ценность отдельных групп и сортов, систематизировать весь материал. Если учесть, что исследования Всесоюзного института растениеводства охватили сотни культур, рассеянные по наименее исследованным горным областям, то станет понятным объем самой работы, сложность ее и неизбежность ряда ошибок во время исследования. Мы исходили из слишком приближенных концепций, основанных на недостаточном знании географии культурных растений в начале наших исследований. Мы полагали вначале, что действительно в центрах обнаружится большинство генов, различающих современные культурные растения, полагая, что расы и разновидности рассеялись из определенных областей так же, как и целые виды. Гены нам представлялись так же, как и генетикам первых десятилетий нашего века, более стабильными, чем это обнаружилось впоследствии. Фактически мы нашли в очагах огромное число генов, даже большее, чем предполагали вначале, но в то же время во вторичных

районах на периферии и на пространстве между периферией и центрами обнаружилось новообразование новых генов, притом нередко чрезвычайно ценных. Исследования проф. Меллера, разрушившие представление о консерватизме генов, внесли много нового в наши представления.

В ближайшее время, в течение полутора года, мы попытаемся сделать синтез работы, проведенной коллективом Всесоюзного института растениеводства по эволюции культурных растений, на основе учета огромного фактического материала и новейших генетических концепций.

Совершенно неправ был выступавший здесь т. Мальцев, директор селекционной станции в Ташкенте, заявивший, что теория центров ничего не дает в отношении хлопчатника. Это в корне неправильно. Хлопчатник, в его эволюции, разбился на отдельные виды, свойственные пяти континентам; в определенных областях возделываются или встречаются в диком виде различные виды хлопчатника. В настоящее время мы знаем точно локализацию большинства видов, знаем, где находится максимум разнообразия. Для практической селекции, переходящей ныне к отдаленной гибридизации, большое значение имеют не только культурные, но и дикие виды. Знания, где находятся исходные потенциалы видов, где находится максимум внутривидового разнообразия, представляют исключительный практический интерес в селекции хлопчатника. Изыскания американских интродукторов в очагах древнего хлопководства, в Мексике и Центральной Америке, обнаружили здесь ценнейшие формы, послужившие родоначальниками современных лучших селекционных сортов. Наши лучшие советские сорта хлопчатника ведут начало от этих популяций сортов, вывезенных когда-то из индейских деревень горной Мексики; с Вест-Индских островов заимствованы наши лучшие длинноволокнистые хлопчатники си-айланды[1].

---

[1] История с нашим отношением к 8000-м номерам хлопчатника, выведенным из доставленных нами образцов Ташкентской селекционной станции, изложена т. Мальцевым совершенно неправильно. В 1933 г. совместно с крупнейшим мировым хлопководом д-ром Харландом, по приглашению Средне-азиатского института хлопководства, я приехал в Фергану, чтобы познакомиться с селекционной работой и с размножением лучших сортов. Под руководством директора института мы отправились с д-ром Харландом посмотреть поля лучших селекционных сортов хлопчатника, размножавшихся в то время. Нас сопровождала большая комиссия в составе зам. наркома земледелия и ряда селекционеров. К сожалению и моему огорчению, демонстрировавшиеся нам посевы 8000-х номеров в том году были чрезвычайно засорены примесями. Сортовые посевы явно демонстрировали недопустимое состояние семеноводства хлопчатника, хотя исходный материал был исключительно высококачественным. Когда зам. наркома спросил д-ра Харланда, что делать с этим засоренным хлопчатником, последний ответил, очень резко: «отправить на маслобойный завод». В дальнейшем, очевидно, пришлось провести

Разработка учения о «Центрах происхождения культурных растений» привела к фактическому овладению огромным новым, не известным в прошлом науке и селекции, исходным сортовым и видовым материалом. Последовательное накопление фактов, исследование одного за другим очагов заставили внести коррективы в старые установления. Выяснилось большее значение вторичных очагов, чем мы думали раньше. Особенно это относится к Южной Азии и Южной Америке. Чрезвычайно ценными оказались вторичные культуры в Китае.

В своем докладе мы кратко остановились на нашей новой коллективной работе о разработке учения о подборе пар, которая всецело вытекает из анализа исходных родительских форм, с учетом особенностей советских и мировых стандартов по основным хозяйственным признакам, включая стадийность. Это учение о подборе пар на основе анализа всего мирового разнообразия важнейших видов культурных растений является новым этапом, позволяющим лучше, экономнее и быстрее освоить многообразие форм, открытых советскими исследователями; оно подводит вплотную к практической селекции. Мы надеемся, что оно послужит дальнейшему развитию советской селекции.

В самом кратком виде остановимся на наших разногласиях с установлениями акад. Лысенко.

Прежде всего на браковке гибридов по первому поколению при селекции на скороспелость. Сумма экспериментальных фактов, установленных нами на большом материале по различным культурным растениям, делает для нас неприемлемыми положения Одесского генетико-селекционного института о том, что 1-е поколение гибридов между поздними и ранними формами всегда будет скороспелым, превышающим по скороспелости раннего родителя, или приближающимся к ранней форме. В наших опытах с различными культурами, охвативших до 1000 сочетаний, по отдельным растениям от 20 до 50% сочетаний не укладываются в схему акад. Лысенко по вегетационному периоду. Мы имеем ряд случаев, когда во 2-м и 3-м поколениях появляются более ранние, чем в 1-м поколении, формы; целые семьи 3-го поколения определенно являются более ранними, чем 1-е поколение. Мы продолжаем работу с разными растениями в разных условиях; мы собираем еще дополнительный материал, но, во всяком случае, пока все точные известные факты показывают нам, что дело обстоит не так просто, как это представляется Одесскому институту. Помимо того, поня-

---

значительную работу по очистке сортового материала. Таковы факты, свидетелями которых был ряд участников настоящей сессии и которые совершенно искажены т. Мальцевым неизвестно для какой цели.

тие длины вегетационного периода весьма сложно: оно не укладывается в определение его по времени начала цветения или начала колошения. Сорта резко отличаются по требовательности к температуре во время созревания. Раннее цветение или раннее колошение не всегда сопровождается ранним созреванием.

Мне лично и моим ближайшим сотрудникам (Е. В. Эллади) пришлось подробно изучать гибриды льна в полевых условиях на Северном Кавказе и убедиться на этом растении, что почти в половине случаев (48%) 1-е поколение занимает промежуточное положение по вегетационному периоду, а во 2-м и 3-м поколениях появляются более ранние формы, чем в 1-м.

В нашем докладе мы достаточно осветили вопрос об инцухте. Нам представляется вполне целесообразной работа методом инцухта, т. е. узкородственного разведения и применения принудительного самоопыления у растений, приближающихся к самоопылителям. В отношении облигатно перекрестно-опылителей, как рожь и клевер, и некоторых кормовых злаков, благодаря низкой семенной продуктивности принудительно самоопыляемых растений и резко выраженной депрессии, практическое применение инцухта чрезвычайно затруднительно и не может быть рекомендовано для широкой практической селекции.

О внутрисортовых скрещиваниях. Для того чтобы доказать их необходимость, нужно доказать наличие генетического вырождения у самоопыляющихся растений. Практика селекционеров и семеноводов не подтверждает наличия генетического вырождения у таких растений, как пшеница, ячмень, овес; многие сорта существуют столетия без замеченных следов генетического вырождения.

Для нас чистые линии, конечно, являются условным понятием, и мы не допускаем, что отдельные чистые линии самоопыляющихся растений на новых фонах, в новых условиях могут выявить генетическое разнообразие. Теоретически возможно, что в пределах наших современных чистолинейных сортов можно обнаружить различие в генотипах. Возможно, что в результате скрещивания внутри таких линий можно обнаружить и явный гетерозис. Чтобы доказать это, нужен точный эксперимент, проверка этого положения на различных сортах и, что в особенности существенно, нужно точно учесть, как длительно выявляются явления гетерозиса, ибо по современным генетическим представлениям, основанным на опыте, гетерозис исчезает в ближайших же поколениях.

Что касается нового раздела об изменчивости генов путем соответствующего воспитания растений, то для этого нужны прежде всего точные данные об условиях эксперимента и повторение опытов. В особенности странным нам представляется утверждение об адэквантности изменений, противоречащее всему опыту современной генетики.

Как уже выше сказано, по основному пункту и значимости учения о стадийности в подборе пар, в ускорении селекционного процесса у нас, повидимому, нет разногласий.

Большинство исследователей Всесоюзного института растениеводства стоят определенно на позициях современной мировой генетики. Законы Менделя и Моргана мы считаем основой нашего понимания наследственности. Для отдаленной гибридизации мы держимся цитогенетических концепций, проверенных экспериментально на многих объектах. Других равноценных теорий мы пока еще не видим и поэтому отходить от современной генетики не имеем оснований.

Ссылка акад. Лысенко на скептическое отношение К. А. Тимирязева к менделизму, высказанное последним более 25 лет назад, когда экспериментальные исследования в этой области только развертывались, когда только формировалась современная генетика, вряд ли уместна в настоящее время. Мы глубоко уважаем К. А. Тимирязева, учились у него, но это не значит, что каждое слово, написанное им, для нас закон. К. А. Тимирязев был великим полемистом[1] и в задоре полемики умел давать очень резкие, не всегда объективные характеристики. Мы глубоко чтим К. А. Тимирязева, учимся у него, но не принимаем каждую букву его, как закон.

Развернутая дискуссия дает зарядку генетикам и селекционерам. Мы не убедили друг друга, но зато разногласия стали ясными и наши точки зрения достаточно понятными друг другу. Первое, что необходимо — побольше внимания к работе друг друга, побольше уважения к работе друг друга.

Мы убеждены, что в нашей стране, в исключительных условиях, в которых мы работаем, когда за нашей работой следит вся страна, когда наши достижения подхватываются сотнями тысяч колхозов, имеются все основания для того, чтобы сделать великие дела. Хоть мы и расходимся по некоторым теоретическим вопросам, у нас одна устремленность: мы хотим в кратчайшее время переделать культурные растения, создать по всем важнейшим культурам для основных районов лучшие сорта. Мы будем работать, вероятно, разными методами в ближайшие годы, будем заимствовать лучшее друг у друга, но основной цели во что бы то ни стало мы добьемся.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
4.I. 1937.

[1] Редакция «Известий» в данном случае не согласна с автором. К. А. Тимирязев, в наших глазах, не полемист, а человек глубоких знаний и исключительно глубокой оценки тех теорий, о которых ему приходилось высказываться. *Ред.*

N. I. VAVILOV. PATHS OF SOVIET PLANT BREEDING

SUMMARY

In this paper the author reviews the present status of Soviet plant breeding and points out the path of its further development. The author devotes special attention to the question of the original material in breeding work which was first broadly considered in the USSR and the problem of selecting the parent plants to be used in crosses. At the same time the author explains his position in relation to the disputed questions of selection, as for example: intervarietal hybridization, discarding up valueless hybrids of the first generation, etc. In conclusion the author touches on the law of homologous series, the theory of centers of origin and the problem of the variability of the gene.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Р. ЖЕБРАК

О НЕКОТОРЫХ ИТОГАХ 4-й СЕССИИ ВСЕСОЮЗНОЙ АКАДЕМИИ С.-Х. НАУК ИМЕНИ В. И. ЛЕНИНА [1]

Декабрьская сессия Академии с.-х. наук им. Ленина, посвященная вопросам генетики и селекции, привлекла большое внимание широких кругов научных работников нашей страны. Наибольший интерес был проявлен к теоретическим докладам, которые были сделаны Вавиловым, Лысенко, Серебровским и Меллером. На сессии обнаружилось две основных концепции — концепция так называемой официальной генетики и концепция Лысенко. Автор статьи, примыкая в основном к генетической концепции, не разделяет целиком ни одной из них и делает попытку обосновать третью точку зрения на основе критики отрицательных сторон двух изложенных концепций и положительного освоения экспериментальных данных, добытых генетикой и физиологией.

Вероятно, не много найдется таких сессий, ученых и научных съездов, которые привлекали бы такое большое внимание научной общественности.

Такой огромный интерес к этой сессии был проявлен потому что на ней как раз должны были быть подвергнуты обсуждению основные вопросы современной генетики и селекции и отношение этих наук к непосредственной творческой практике по созданию сортов с.-х. растений и пород животных и быстрейшему внедрению их в производственные условия.

Особый интерес к сессии был проявлен потому, что перед этим была довольно широкая дискуссия по ряду теоретических вопросов генетики.

Начало дискуссии следует считать с 1935 г., когда Лысенко на на Одесской сессии ВАСХНИЛ выступил с критикой некоторых установившихся понятий. Критика эта коснулась таких понятий, как роль инцухта (тесного родственного разведения) в селекции перекрестноопыляющихся растений.

Акад. Лысенко в 1935 г. тогда резко выступил против инцухта, считая, что инцухтирование (принудительное самоопыление) пере-

[1] Печатается в дискуссионном порядке. Просят возражать. *Б. Комаров.*

крестника ведет всегда к биологическому обеднению наследственной основы (генотипа) и к понижению биологической приспособленности. Переходя теперь к другой группе растений — группе самоопыляющихся, у которых имеет место естественный инцухт, Лысенко приходит к выводу, что «у самоопылителей перекрестное опыление, как правило, бывает не вредным, а, наоборот, полезным, т. е. повышает жизненность организма» (1). Этим он и объясняет, почему сорта перекрестноопыляющихся растений сохраняются гораздо дольше, чем сорта самоопылителей. Отсюда вывод: в отношении перекрестников инцухт вреден, а самоопылителям следует привить те качества, которые имеются у перекрестников. А так как самоопылители все же составляют довольно большую группу культурных растений, то для борьбы с вырождением сортов самоопылителей следует периодически прибегать к перекрестному опылению.

Большинство генетиков (в том числе и пишущий эти строки) придерживаются других взглядов на эти вопросы. Генетики считают, что причина довольно быстрого вытеснения старых сортов новыми вовсе не в том, что сорта самоопылителей быстро вырождаются, а в том, что в процессе селекции этих растений выводятся новые более ценные сорта, которые оказываются более продуктивными при их сравнительном испытании.

Если же кажущееся ухудшение сортов самоопылителей наблюдается чаще, чем сортов перекрестноопыляющихся растений, то это опять-таки объясняется особой методикой поддержания этих сортов. Дело в том, что после работ Иогансена селекционеры считали, что в отношении сортов самоопылителей достаточно ограничиться однократным отбором и вывести так называемую чистую линию, которая якобы сохраняется в чистоте. Такой взгляд явно ошибочен, так как со времен самого Иогансена известно, что «чистая линия» не остается постоянной, а в силу наследственной изменчивости она так же изменяется, как и всякий другой сорт. Причем наследственные изменения (мутации) могут затрагивать какие-либо ясно видимые признаки и быть резко заметными, а также влиять на ряд физиологических признаков, которые проявляются только в процессе более тщательного исследования. Длительное накопление этих незаметных с виду мелких физиологических изменений и изменений типа малых мутаций Баура может приводить к большой пестроте и различиям сортов самоопыляющихся растений. Процесс изменчивости сортов самоопылителей может быть усилен естественным и искусственным отбором в зависимости от районов культуры этих растений. Вернемся теперь непосредственно к последней сессии.

Хотя на сессии доклад Лысенко был сделан после доклада Вавилова, я тем не менее начну с разбора этого доклада (2).

В начале своего доклада акад. Лысенко совершенно правильно

подчеркнул огромные успехи работы по селекции, которые были иллюстрированы предыдущими докладами селекционеров. Далее он подчеркнул, что дискуссия не является простым столкновением мнений отдельных ученых, а затрагивает жизненные интересы исследовательской работы. С этим также приходится согласиться и добавить от себя, что эта дискуссия является показателем огромного роста советской интеллигенции.

Прежде всего об ученых-дарвинистах нашей страны. Нам всем, конечно, известно, что Тимирязев был в числе лучших из них. Доказательств этому много. Во-первых, К. А. Тимирязев, еще будучи студентом, написал прекрасную книгу: «Чарльз Дарвин и его учение», которая выдержала много изданий; написал много талантливых статей против всяких критиков и в защиту дарвинизма. Далее, он был переводчиком и редактировал ряд изданий Дарвина. Все это является доказательством того, что Тимирязев настоящий и последовательный дарвинист.

Совершенно неправильно утверждение акад. Лысенко о том, что «учение о чистых линиях Иогансена в корне отрицает творческую роль естественного и искусственного отбора». Иогансен только уточнил роль естественного отбора в отношении популяций и чистых линий и показал, когда отбор в пределах чистых линий не дает положительных результатов, а когда он может дать. В подтверждение своих возражений мы приведем ряд цитат из той же самой главы, одно место из которой цитирует акад. Лысенко.

Так, например, на стр. 182 Иогансен пишет: «...Учение Дарвина об отборе и статистическая проверка этого учения Гальтоном лежат в совершенно иной плоскости познания, чем наши аналитические исследования наследственности. Дарвин имел широчайший кругозор. Его взор охватывал весь мир организмов, популяции всех видов земли, а Гальтон, гениальный статистик, был мастером статистики. Эти выдающиеся исследователи показали и уточнили при помощи чисел возможность сильного действия отбора в популяциях» (подчеркнуто нами.— А. Ж.). В этих случаях «средний тип» сдвигается в направлении отбора, и, естественно, «новый тип» в конце концов может оказаться даже более или менее прочно «фиксированным наследственно».

«Каждому ясно колоссальное практическое значение этих фактов», «...отбор в природе является колоссальным уничтожающим фактором» (в смысле уничтожения неприспособленных форм).

Иогансен не отрицает учения Дарвина об отборе, а разделяет его как доказанный факт. Но далее он уточняет установленные им понятия и их отношение к гальтоновскому методу проверки отбора и пишет: «Биологический же анализ явлений наследственности должен исходить из анализа отдельной особи и рядов ее потомков; он

должен вестись экспериментально. Этот анализ относится к совершенно иному роду исследования, он имеет совершенно иные задачи и работает *иными методами* (курсив автора), чем биологическая статистика Гальтона и Пирсона, по существу являющаяся суммарно-описательной» (стр. 182).

Отсюда видно, что он разграничивает свой метод исследований (экспериментировать и учитывать потомство отдельной особи) и метод Гальтона.

Далее он пишет: «Чем более гетерогенна популяция, тем сильнее действие отбора; чем ближе данная популяция к генотипической однородности, тем слабее окажется действие отбора. При полной однородности, как это имеет место в чистых линиях (за исключением скачкообразных изменений), отбор в интересующем нас смысле действия не оказывает.

В природе в большинстве случаев речь идет о более или менее гетерогенных популяциях: почему отбор может отсортировывать различные биотипы» (стр. 182).

Я считаю излишним дальше комментировать и ограничусь приведением ряда дополнительных цитат.

«...в природе мы всегда должны предполагать отбор». «Там, где *особая* (курсив автора) генотипическая конституция обусловливает особые фенотипы, обнаруживающие преимущества в борьбе за существование для данного места и для данного времени, — там, конечно, естественный отбор будет преимущественно благоприятствовать именно этим уже имеющимся биотипам». «Ведь совершенно нельзя отрицать, что в природе действие отбора многократно проявляется, и поэтому нам кажется совершенно ненужным торжествующе указывать на ярко заметные примеры такого рода. Если оказывается, что паразиты, например пяденица, не трогают растительных индивидуумов с особыми морфологическими и химическими признаками, например сосну, богатую скипидаром, то понятно, что перед нами явление отбора, которое так же интересно, как обусловленный холодной зимой 1923/24 г. естественный отбор самых морозоустойчивых биотипов пшеницы.

Если после такого отбора общий характер потомства пощаженных особей оказался бы иным, чем в исходной популяции, то никто не стал бы отрицать наличия здесь бесспорного следствия отбора. И, вероятно, таким образом «возникли» (т. е. сделались очевидными) многоразличные виды и расы. При различных условиях многие из уже существующих или возникающих с течением времени путем скрещивания новых генотипов могут оказаться в особо благоприятных условиях, почему они размножаются либо исключительно, либо преимущественно» (стр. 183—184).

«Мысль о том, что отбор является процессом постепенной ак-

кумуляции, т. е. что отбор в определенном направлении всегда вызывает дальнейшие изменения в том же направлении,— также не находит подтверждения в учении о наследственности». «Может ли отбор индивидуально уклоняющихся особей изменить их генотипическую конституцию и создать таким образом новые биотипы?— Отрицательный ответ на этот вопрос становится все определеннее» (стр. 184).

Так как по последним двум цитатам мы не согласны ни с Лысенко, ни с Иогансеном, то считаю нужным остановиться на этом. Первое, на что следует обратить внимание,— это то, что отбор индивидуальных уклонений не вызывает дальнейших наследственных изменений в этом же направлении. В этой части мы согласны с Иогансеном и не согласны с Лысенко. Однако утверждение о том, что индивидуальные уклонения (модификации) совсем не могут быть источником возникновения новых биотипов, нами не разделяется. Мы считаем, что различия в генотипе при индивидуальных уклонениях также имеются, но эти различия могут выражаться совсем в другом направлении, чем уклонения в фенотипе. Так что полную независимость генотипа от фенотипа, которая разделяется большинством генетиков, мы оспариваем и обосновываем иную концепцию. Но об этом подробнее будет ниже, когда будем разбирать основные положения доклада Меллера.

Но является ли «чистая линия» абсолютно чистой, как пытаются представить себе некоторые как «защитники» Иогансена, так и противники, которые пытаются строить картонные препятствия, чтобы их легче было разбивать, и может ли итти отбор в пределах «чистой линии»? Тут опять без особых рассуждений обратимся к автору этих понятий. В той же самой книге ([37]) Иогансен пишет: «Мысль же, что с появлением новых биотипов образуется уже генетически неоднородный материал, конечно, совершенно правильна; конечно, тогда отбор может оказать свое действие именно сортировкой различных биотипов. Но это нами отнюдь не упущено, исследования более поздних лет, как это показано в предыдущей лекции, значительно расширили наблюдения о мутациях, и теперь мы знаем, что они встречаются гораздо чаще, чем это предполагалось раньше» (стр. 180).

Выше было сказано: «Весьма важным для нас является факт, правильно выдвинутый Бауром, что генотипы чистых линий не так уж «устойчивы», как это нам казалось в начале наших работ. Возможно, в каждом, даже самом чистом материале будут появляться в течение поколений новые, в большей или меньшей степени (в большинстве случаев в весьма малой степени) уклоняющиеся от чистой линии генотипы. И тогда, даже в природе, возможно успешное действие отбора» (стр. 178).

Стало быть, Иогансен признавал, что чистая линия может изменяться и очень быстро изменяться; от одной к другой мутации вовсе не нужно ждать нескольких десятков тысяч лет, как декларируют некоторые авторитетные ученые. Поэтому еще раз повторяю, что Иогансен не отрицает отбора, а только его уточняет.

Если же, по утверждению акад. Лысенко, «лучшие колхозники-стахановцы не только применяют отбор на семена лучших растений, но даже занимаются таким кропотливым трудом, как отбор семян по зернышку», то делают они совершенно правильно, так как, они повидимому, читали все-таки книгу Иогансена и знают, что он писал там следующее: «...Но и в пределах чистых линий, по крайней мере сначала, генотипически константных линий отбор может иметь значение чисто индивидуального порядка, достаточно существенное для практики. Если отобрать, например, мелкие семена (хотя бы мелкие зерна пшеницы), то очень часто растения, развивающиеся из таких семян, оказываются мельче, чем растения, развивающиеся из крупных семян. Цифра смертности у растений из крупных семян может оказаться значительно меньше, сопротивляемость против паразитов и болезней гораздо больше, чем у растений из мелких семян, вследствие чего высота урожая может очень сильно колебаться, как уже ясно показал, например, Нильсон-Эле.

Если каждый год высевать на двух совершенно одинаковых полях семена генотипически однородной линии, причем все мелкие семена высевать на одном поле, все крупные на другом поле, то ежегодно наблюдались бы различия, колеблющиеся в зависимости от природы полей и отдельных лет, но в общем благоприятствующие крупносемянному посеву. Здесь можно видеть ясное проявление временного действия отбора, ибо при прекращении последнего сразу же, или во всяком случае вскоре, прекратилось бы и действие. Но все это не имеет ничего общего с (адэкватной.— А. Ж.) наследственностью (модификаций.— А. Ж.): это лишь выражение чисто индивидуальных качеств выбранных семян, в данном случае, вероятно, зависящее от условий питания. Здесь нет и речи об изменчивости генотипа» (в том же самом направлении, в каком идут индивидуальные уклонения.— А. Ж.).

Таким образом мы приходим к кажущемуся парадоксальным воззрению: «в генотипически однородных линиях отбор (модификаций. — А. Ж.) *не имеет никакого значения* (курсив автора) для наследственного улучшения расы (в том же самом направлении, в котором происходят индивидуальные уклонения. — А. Ж.). Его *значение очень велико для состояния* (курсив автора) (данной совокупности), его пригодности в отношении немедленного его использования. Не следует смешивать «стремление к созданию расы» (собственно селекцию), с одной стороны, и приемы, имеющие своей целью

немедленное использование данных организмов,— с другой. Недостаточное разграничение этих важных и для практики и для науки вопросов может вызвать (и уже вызвало.— А. Ж.) большую путаницу» (стр. 186—187).

Вот почему колхозники-стахановцы ведут отбор семян лучших растений или лучших семян. На той же самой странице, которую цитирует акад. Лысенко, они вычитали для себя полезный совет и, повидимому, убедились, что акад. Лысенко неправильно передал смысл учения этого автора, который, хотя сам сортов и не выводил, но разработал стройную теорию, как эти сорта выводить.

В своем докладе на сессии акад. Лысенко также подробно остановился еще на двух вопросах: 1) повышение качества семенного материала растений-самоопылителей путем внутрисортовых скрещиваний и 2) переделка природы растений в нужную нам сторону путем соответствующего воспитания.

По первому вопросу акад. Лысенко повторяет одно из выдвинутых им ранее положений, что сорта самоопылителей при длительной культуре вырождаются и уступают место новым сортам. Причиной вырождения сортов самоопылителей Лысенко считает самоопыление. У перекрестноопыляющихся растений мужская и женская половые клетки развиваются на разных растениях, а так как каждая половая клетка отражает, аккумулирует пройденный путь развития предыдущих поколений, то при слиянии этих половых клеток получается зигота, в которой как бы аккумулирован путь развития не одного, а двух растений предыдущего поколения. Принимая во внимание, что полевые условия бывают разные, то, стало быть, круг приспособительных возможностей у растений от перекрестного опыления должен быть больше, чем от самоопыления. И поэтому, для того чтобы расширить возможности приспособления к среде у сортов самоопылителей, необходимо производить перекрестное опыление у этих сортов.

Эти положения были изложены им еще в 1935 г. и встретили возражения, что некоторые старые сорта самоопылителей вытеснены не потому, что они выродились, а потому, что в процессе селекционной работы выведены новые более продуктивные сорта, которые и вытеснили их, хотя их первоначальные качества и не утеряны. Свидетельством этого могут быть хорошо известные факты, когда некоторые сорта овса, например «Победа», «Золотой дождь», А-315 и др., существуют дольше 30—40 лет, и, несмотря на работу многих селекционеров, побить эти сорта им не удается. Далее, вывезенная в США в 1873 г. наша пшеница «Крымка» занимала в Америке еще в 1934 г. около 6 млн. га. Многие сорта ячменя и пшеницы существуют более 100 лет. Все это такие факты, которые говорят как будто против положения акад. Лысенко. Однако, поскольку по-новому

выдвинута определенная идея, то ее следует экспериментально проверить, хотя бы и были отдельные возражения. Следует только самым решительным образом рекомендовать при этих скрещиваниях сортов самоопылителей не полагаться на ветер, как предлагает Лысенко, так как в пределах даже чистых сортов могут быть самые незначительные примеси, которые могут засорить сорт, и вместо биологического оздоровления мы получим гибридную популяцию и тем самым испортим лучшие свои сорта.

Бесспорно также, что, если в результате этого перекрестного опыления получается положительный результат, то тогда надо еще проверить такую популяцию на гомозиготность потому, что положительный результат может быть следствием спонтанных мутаций.

Одно бесспорно пока ясно, что убедительных экспериментальных данных за перекрестное опыление сортов самоопылителей пока ни у кого еще нет, и этот прием надлежит проверить на опытных станциях, прежде чем переходить в производственные условия, а также выяснить, как долго будет сохраняться эффект, если он будет, и причины его. Те данные, которые приводит Лысенко, вероятно, объясняются индивидуальными уклонениями, о которых говорил еще Иогансен, в силу того, что семена от перекрестного опыления выращивались в оптимальных условиях (теплице, парниках или при разреженном посеве), а контроль при обычных условиях.

Свои доводы акад. Лысенко иллюстрирует некоторыми афоризмами, которые внешне на неспециалиста производят впечатление, но у специалиста вызывают просто недоумение. Так, например, он пишет: «Мне кажется, что всякому (кроме разве людей, догматически исповедующих буржуазную генетику) должно быть ясно, что 2—3 миллиона растений, засеянных на одном гектаре чистосортными семенами, например озимой пшеницы «Украинки», в том или ином отношении разнятся друг от друга». Я являюсь генетиком и знаю некоторых иностранных генетиков, однако я не знаю ни одного генетика, который бы утверждал, что все 2—3 миллиона растений на гектаре совершенно тождественны. Мы совершенно бесспорно знаем, что они будут различаться не только по фенотипу, но и по генотипу, так как на такое количество, даже в пределах чистого сорта, будет несколько мутаций.

Или, например, утверждение: «Семена, полученные с такого поля путем перекрестного опыления растений, не только не нарушают чистоту сорта, но еще более его выровняют (дети всегда более похожи друг на друга, нежели их родители между собой)». А кто же и когда утверждает, что родители больше похожи друг на друга, чем дети между собой? Это было бы только в том случае, если бы родители детей происходили от одних и тех же родителей, но, как известно, в современном обществе таких браков нет. Сходство детей

обусловливается сходством гамет одних и тех же родителей, а различие родителей между собой — различным их происхождением в смысле различия родителей.

Что касается растений из семян от перекрестного оплодотворения, то это было бы при гомозиготности исходных растений, а также при необходимом условии, что мы скрестили бы только одну пару между собой. А так как обычно приходится скрещивать их много и среди этих многих могут быть и разные, то вместо одних различных форм мы получим другие.

Метод Долгушина, как показали исследования проф. Вакара, не обеспечивает перекрестного опыления, но если бы он обеспечивал его, то его все же нельзя было бы в широких масштабах рекомендовать в производственных условиях колхозов прежде всего потому, что даже в самых чистых сортах могут быть отдельные механические примеси, с которых также может быть принесена пыльца ветром, поэтому ветер в этом случае — мало надежный помощник, потому что может принести пыльцу и не с тех растений, с которых нужно. Необходимые условия применения метода Долгушина — это абсолютная чистота чистолинейного сорта в смысле полного отсутствия всяких примесей, а также достаточная пространственная изоляция от других сортов не только пшеницы, но и ржи.

В прениях на сессии вопроса об инбридинге и инцухте в животноводстве и растениеводстве касался ряд авторов. На основании современного состояния проблемы приходится сделать такие выводы. — Инбридинг не является нейтральным генетическим приемом, это нами лично хорошо экспериментально проверено. При инбридинге процессы в генотипе идут иначе, чем без него; однако в селекционной практике, как с растениями, так и с животными, этим методом можно пользоваться в зависимости от тех задач, которые пытаются разрешать этим методом. В первую очередь этот метод позволяет расчленить гетерозиготные формы перекрестноопыляющихся растений на более однородные формы по генотипу и выделить рецессивные формы. Далее, этот метод позволяет быстрее закрепить некоторые ценные особенности, которые выделяются в процессе расщепления. Этот метод позволяет решать некоторые практические задачи, которые другим методом решить трудно. Работая этим методом при селекции подсолнечника, Плачек получила формы, иммунные к ржавчине. Наличие таких форм, выведенных методом инцухта, позволяет более широко развернуть гибридизационную работу, которая является наиболее ценной по своей эффективности. Широкое распространение этот метод приобрел также и в селекции кукурузы. Некоторые авторы считают его одним из основных методов при селекции этой культуры. Совершенно нельзя также обойтись без применения этого метода и при селекции ряда других культурных

перекрестноопыляющихся растений, так как он позволяет вскрывать ценные свойства у этих растений, которые обычно не проявляются в исходных популяциях. Совершенно ясно также, что нужно этим методом и у растений пользоваться умело, так как у ряда культур, и особенно у ржи, при продолжительном применении наступает резкая депрессия, и заметно снижается семенная продукция. У других же культур продуктивность не понижается или понижается слабо, и тогда ими можно пользоваться без особого вреда продолжительное время для закрепления в сорте каких-либо особо ценных свойств. Метод инцухта в практике селекции получил широкое распространение, и благодаря применению этого метода имеется ряд блестящих достижений, которые и оправдывают применение его к разным объектам селекции и при решении разных практических задач, которые другими методами решаются с большими трудностями. В частности, акад. Константиновым с сотрудниками выведен этим методом засухоустойчивый сафлор. Основное, что нужно помнить, прежде чем применять этот метод,— это четкую постановку решаемых задач, а также хорошее знакомство с объектом работы. Популяции, выравненные, хорошо приближающиеся к самоопылителям, при инцухте дадут меньший результат, чем резко гетерозиготные популяции наиболее типичных перекрестников. Что касается применения инбридинга в животноводстве, то здесь примерно результат такой же. Большинство авторов отрицают положение, что инбридинг сам по себе ведет к ухудшению наследственных факторов, или аутбридинг ведет к улучшению и к усилению организма. Все дело — в природе факторов, хотя, как мы это отметили вначале, мы отрицаем нейтральность этого метода и считаем доказанным нашими опытами, что процесс в генотипе при инбридинге протекает иначе, чем при аутбридинге.

В животноводстве также рекомендуется пользоваться этим методом умело в зависимости от целей. Так, при испытании производителей на летальные гены нужно применять близко-родственное скрещивание; при выведении линий скота следует пользоваться умеренно этим методом, а при промышленном скрещивании совсем нежелательно пользоваться этим методом. Американская и советская практика имеет примеры положительных результатов применения этого метода и в животноводстве.

В общем попытка со стороны акад. Лысенко подвергнуть критике этот метод селекционной работы не встретила никакой серьезной поддержки ни в дискуссионных статьях, ни на самой сессии. Наоборот, большинство выступающих подчеркивало свое несогласие с Лысенко.

Последний вопрос из доклада акад. Лысенко, на котором мы хотим остановиться,— это о переделке природы растений путем

воспитания. При обосновании этого понятия акад. Лысенко исходит из того положения, что «требования растения к условиям внешней среды для развития, например для прохождения стадии яровизации, у каждого сорта выражены своей амплитудой колебаний». Так, яровизация озимой пшеницы «Кооператорки» при 0—3° проходит в 40 дней, а при температуре 15—20° необходимо 100—120 дней.

Стало быть, если яровизированные клетки двух растений одного и того же сорта, благодаря разным условиям температуры в период прохождения стадии яровизации, получились разные, то это различие в той или иной форме биологически отразится в половых клетках, а следовательно, в семенах. Таким образом, воспитывая растения в момент прохождения одной из стадий развития — стадии яровизации — при температуре ниже, чем они яровизировались в природных условиях, мы будем делать их все более и более озимыми, т. е. делать их более зимостойкими, так как длительность стадии яровизации является одним из показателей зимостойкости.

«Проведение яровизации озимых пшениц при температуре 0° должно сдвинуть в потомстве природу растения в сторону большей озимости». На этой основе Одесский институт думает повысить зимостойкость озимых пшениц.

Идя таким путем, по Лысенко, можно теплолюбивые растения сделать менее требовательными к теплу, а, заставляя растения озимых культур проходить стадию яровизации при более высокой температуре, можно превратить их в яровые.

В природе таким именно путем изменчивости и естественным отбором создавались и создаются прекрасные формы животных и растений.

С точки зрения общегенетической таким путем, несомненно, можно получать те результаты, которых хочет достигнуть акад. Лысенко. Все же объяснение этому приходится дать совершенно другое. То, что температура может обусловливать наследственные изменения, доказано. Стало быть, подвергая растения действию температуры, можно получить мутации. Однако мутационный процесс будет итти во многих направлениях, и будут получаться мутации не только по данным физиологическим признакам, но и по многим другим как физиологическим, так и структурным. Следовательно, может получиться много новых форм. Те же узкие температурные рамки, в которые мы ставим растения, будут обеспечивать отбор только того типа изменений, который будет влиять на укорочение или удлинение стадии яровизации при данных температурных условиях. Отсюда вывод, что в этом случае мы имеем не «направленное эволюционное формообразование», а направленный отбор только тех мутационных изменений, которые могут выживать в данных узких температурных границах. Такие формы

могли возникнуть раньше и уже быть исходным материалом, а кроме того, могли ненаправленно возникнуть под воздействием необычных для них условий прохождения какой-либо стадии развития. Обычно при посеве озимых культур весной приходится наблюдать единичные выколашивания растений. Такие факты, конечно, известны. Все же широкая производственная постановка таких опытов, по нашему мнению, имеет смысл, потому что, ведя работу на сохранение всех возникших мутаций, мы иногда в массе можем потерять и ценные мутации, и поэтому этот метод более легкого выделения определенного типа мутаций должен быть испытан. Но мы, конечно, совершенно не разделяем объяснения этих опытов Лысенко. В его установке допускается целесообразное реагирование растений на определенный внешний фактор воздействия и изменение только в определенном направлении. И поэтому такой взгляд является по существу ламаркистским.

Концепция Лысенко по вопросу о внутрисортовом скрещивании также подвергалась довольно широкому обсуждению, причем в процессе дискуссии выявились несколько различные оттенки взглядов в зависимости от индивидуальных особенностей выступавших авторов. Некоторые считают, что отдельные сорта, вследствие расщепления их по мелким физиологическим особенностям, а также вследствие мелких мутационных изменений, могут дать некоторое повышение урожайности, как следствие явления гетерозиса. Однако в дальнейшем такие сорта будут расщепляться, хотя бы в мелких признаках. Это следует иметь в виду и провести дополнительные исследования. Однако это относится к точно поставленным опытам, но не к перекрестному опылению ветром колосьев, в которых выстригались пыльники не полностью. Этот прием опасен еще и потому, что сорта почти всегда засорены, и при таком переопылении вместо механического засорения получится гибридная популяция, и мы потеряем ценные сорта.

В общем большинство выступавших отметило, что убедительных данных, которые бы свидетельствовали об экономической выгоде этого приема, нет, а те опыты, которые были проведены на Саратовской станции, дали отрицательные результаты. Следовательно, это положение, пропагандируемое работниками Одесского института, также не встретило поддержки у участников, которые этим вопросом занимались с должными методическими предосторожностями.

Ставя организм в иные условия, мы получаем определенные фенотипические изменения. Безусловно, при этом фенотипическом изменении состояние генотипа будет иное, чем без него. В этом случае мы стоим на той точке зрения, что с фенотипическими изменениями изменяется и генотип, хотя это изменение может быть

самое незначительное. Однако изменение генотипа может выражаться в разных направлениях, а не только в соответствии с фенотипическими изменениями. Признание полного соответствия между изменением фенотипа и генотипа как раз и является характерным для ламаркизма. Отсутствие четких формулировок на этот счет у акад. Лысенко и дает повод усматривать ламаркистские тенденции, хотя, конечно, сам акад. Лысенко пытается утвердиться на последовательно материалистических позициях. Мы не сомневаемся в том, что он, продумав дальше вопрос, не уйдет дальше к ламаркизму и обретет истинные позиции, на которые мы его всячески призываем.

* * *

Проблема переделки растений путем соответствующего воспитания была уточнена учениками акад. Лысенко примерно так: необходимо узнать, какие условия принимали участие в формировании генотипа раньше, и, воспитывая растения в определенных известных условиях, можно изменить генотип в желательном направлении. С этим можно вполне согласиться. Но для этого нельзя ограничиться изучением условий развития ближайших 2—3 поколений предков. Для этого необходимо раскрыть причинные связи на протяжении всего процесса филогенеза этих растительных форм. А это уже задача значительно более сложная, чем воспитание 1—2 поколений при определенных условиях температуры.

Несколько слов о направленности изменений в зависимости от условий существования. Как известно, генетики не признают направленности генотипических изменений растений и животных в зависимости от условий существования. Наследственные изменения (мутации), по мнению генетиков, могут итти во многих направлениях. Здесь следует твердо помнить, о каком именно типе изменений идет речь, — о наследственных или ненаследственных. Изменения в условиях существования, по Дарвину, могут обусловливать определенные изменения у многих организмов. Этот тип изменений, по нашему современному представлению, относится к типу фенотипических изменений. Следовательно, фенотипические изменения получаются именно направленными. Но спор идет о том, могут ли эти направленные фенотипические изменения, или, по терминологии Дарвина, определенные изменения перейти в генотипические изменения строго определенного характера. Как известно, Дарвин тоже считал, что неопределенные (наследственные, по нашей терминологии) изменения могут итти во многих направлениях. Как известно, ламаркизмом эти проблемы решались иначе, но как с методологической, так и с экспериментально-фактической стороны ошибочность ламаркистской постановки ни у кого не вызывает сомнений.

Вот почему мы не считаем, что акад. Лысенко путем воспитания в определенных условиях температуры получает определенные генотипические изменения. Он, несомненно, получает изменения во многих направлениях, но отбор, в силу узких пределов условий воспитания, идет только в сторону изменений определенного характера, так как другие изменения просто не сохраняются. Но следует их только сохранить, и тогда будет видно, что правы генетики, а не Лысенко.

Ведя дискуссию по теоретическим вопросам с акад. Лысенко, было бы неправильно забывать глубоко-положительную сторону его деятельности и его выступлений. Я уже раньше указывал на его заслугу в разработке теории стадийного развития и яровизации. К числу других положительных сторон я отношу в первую очередь его исключительное стремление поставить свои теоретические исследования на службу практике социалистического строительства, быстрое реагирование на запросы практики, исключительные темпы селекции и размножения селекционного материала, при которых в 2 года из 1000 зерен получается 180 кг семян пшеницы, или когда в 2 года и 3 месяца получается 8 поколений ячменя. Это такие темпы, которые должны заимствовать все другие научно-исследовательские учреждения страны.

На дискуссионной части сессии первым сделал доклад акад. Вавилов, который, к сожалению, построил свой доклад не совсем на тему в том отношении, что основные вопросы, по которым шла дискуссия в печати, им были обойдены.

В своем докладе Вавилов остановился на этапах советской селекции. При разборе этих этапов он указал, что первый этап характеризуется отбором среди местных популяций или стародавних сортов. Этим методом были выведены такие сорта пшениц, как «Украинка», Лютесценс 062, Цезиум 0111 и др. Следующий этап — это интродукция (введение в культуру) лучших иностранных сортов. В результате импорта лучших иностранных сортов в настоящее время около 20 млн. га занято этими сортами.

Переходя к характеристике следующего этапа, Вавилов пишет: «Пройдя этап отбора местного материала, пройдя этап интродукции иностранного материала, советская селекция ныне вплотную по всему фронту подходит к этапу широких гибридизационных работ» (1). Надо прямо сказать, что деление на этапы является совершенно искусственным. Конечно, гибридизационные работы начались параллельно с отбором из местных популяций и уж, конечно, не после этапа интродукции иностранных сортов. Этап интродукции Вавилов считает с 1922 г., а к этапу гибридизации мы вплотную, по Вавилову, подошли или подходим в самое последнее время. На самом же деле широкие гибридизационные работы начались селекционными

станциями нашей страны значительно раньше, и теперь мы уже имеем ряд сортов на совхозных и колхозных полях, которые начали выводиться до широкой интродукции из-за границы. Надуманность и искусственность этапов, но нереальность их по времени и методам. Гибридизация вовсе не вытекает из интродукции из других стран. Вот почему резкое деление по этапам и по времени следования не вытекает из существа работы. Гибридизационная работа, отбор из местных популяций и ввод в культуру иностранных сортов, а также отбор из иностранных сортов наследственных уклонений, лучше приспособленных к нашим условиям, могут итти одновременно и в одном и том же учреждении. Обычно так и бывает одна станция может использовать иностранные сорта, вести отбор из местных стародавних сортов и заниматься гибридизационной работой.

Характеризуя работы по интродукции, докладчик указывал, что советскими экспедициями обследовано около 60 стран. В средиземноморских странах были обнаружены ценные в селекционном отношении виды и разновидности пшеницы, овса, ячменя, льна и других культур. Среди этих культур есть такие, которые в наших условиях оказались устойчивыми к ржавчине, головне и другим болезням.

Растения Ирана, Индии, Аравии оказались наиболее скороспелыми. В Абиссинии найдены ценные формы безостых твердых пшениц. Ячмени этой страны оказались наиболее устойчивыми к головне и низким температурам. В Западном Китае обнаружены наиболее холодостойкие формы пшеницы. Но наиболее интересные результаты имеются по интродукции картофеля. Советские научные учреждения располагают в настоящее время примерно 18 видами культурного картофеля и десятками видов дикого картофеля. Эта работа по введению в культуру в наших условиях наиболее ценных форм растений других стран, как правильно заметил Вавилов, является крупным достижением советских научных учреждений и отдельных ученых, в том числе и самого Вавилова. Вполне понятно, что это разнообразие форм позволяет с большим успехом развертывать селекционную работу как методом гибридизации, так и методом отбора.

Довольно подробно Вавилов остановился на вопросе о значении отдаленной гибридизации и иллюстрировал эту часть своего доклада работами Мичурина, Саратовской станции и Института растениеводства. Общее впечатление, которое получилось от доклада Вавилова,— это то, что доклад являлся обычным отчетом о работе Института растениеводства с некоторыми общими местами. Конечно, совсем обойти спорные вопросы было нельзя, и хоть в общей форме, но все же докладчик волей обстоятельств принужден был коснуться вопроса о закономерностях расщепления по длине веге-

тационного периода и сказать, что «при скрещивании часто появляются в потомстве гибридов более ранние формы, чем родители (5)».

Совершенно слабо был разобран также и вопрос об инцухте. Докладчик ограничился только двумя примерами: выведение более раннеспелой и одновременно созревающей конопли, а также сорта земляной груши с сомкнутым расположением клубней. Причем по конопле неизвестно, как применялся инцухт: скрещивались ли пары, или же производилось «принудительное» самоопыление однодомных растений. Всякому, даже не разделяющему концепций Лысенко, ясно, что применение инцухта у двудомной конопли не будет «обеднять генотип» и не будет «суживать круга приспособительных реакций потомства», и сам акад. Лысенко, вероятно, не будет возражать против такого инцухта. Другая же картина получается при применении инцухта у однодомных форм. Но и такое применение уже осуществлено.

Значительно лучше изложен раздел о «вырождении сортов» в том отношении, что здесь все же есть конкретный материал по некоторым сортам нашей и иностранной селекции, которые живут 40, 60 и 100 лет без заметных признаков вырождения. Это все же такие факты, которые должны все-таки несколько охлаждать слишком пылкие и увлекающиеся головы.

Но самое характерное в данных Вавилова — это то, что он совсем прошел мимо той критики, которая была направлена против него, и поэтому на эту сторону я и хочу обратить внимание. В дискуссионных статьях, а также в более крупных работах ряда авторов (Мейстер, Кренке, Шлыков и др.) были разобраны некоторые теоретические работы Вавилова и особенно так называемый «Закон гомологических рядов». До Вавилова почему-то не доходит эта критика, и он в своей статье в декабрьском номере журнала «Социалистическая реконструкция» очень легко от нее отделывается, не пытаясь даже разобрать по существу. Я взял на себя труд еще раз и в несколько иной основе и в иной форме повторить то, что сделано другими. Причем нас побудила к этому статья самого Вавилова и его утверждение, что «этот закон ни в коей мере не вступает в конфликт с диалектикой, ибо он включает и динамику дальнейших наследственных изменений путем мутации, гибридизации, инцухта» (6).

«Закон гомологических рядов есть один из разделов учения об изменчивости организмов, полностью подтверждающий основные положения дарвинизма» (6).

«Факты параллельной изменчивости близких родов и видов не могли быть незамеченными и другими исследователями и прежде всего Дарвином» (6).

«В эволюционной концепции Дарвина эти правильности, однако, не получили дальнейшего развития».

«Огромное число фактов, увеличившееся по мере расширения исследования, позволило нам развить эти правильности и придать им значение всеобщего закона наследственной изменчивости» ([6]) (стр. 34).

Из этих цитат видно, что Вавилов считает, что «закон гомологических рядов» в его трактовке не противоречит диалектике, далее, что он подтверждает полностью основы дарвинизма и что Дарвин замечал только факты, из которых он не сделал обобщений, и что только ему, Вавилову, удалось придать фактам значение всеобщего закона наследственной изменчивости. Как же на самом деле обстоит вопрос? — Для этого приведем еще одну длинную цитату из той же самой статьи Вавилова. Он пишет: «Вся сущность «закона гомологических рядов» в наследственной изменчивости сводится к тому, что близкие роды и виды организмов, наряду с присущими им видовыми и родовыми специфическими свойствами, в своей наследственной изменчивости выявляют множество сходных черт и формообразований как в отношении морфологических, так и физиологических признаков, причем с такой очевидностью, что, зная ряды форм (сорта) одного вида, одного рода, можно предвидеть нахождение соответствующих форм у другого рода или вида. Природа такого рода явлений обусловливается филогенетическим родством и является, по существу, развитием эволюционного учения Дарвина» ([6]) (стр. 34).

Первая часть этой цитаты является краткой и общей формулировкой «закона гомологических рядов», а последняя дает объяснение природы этих явлений как следствия общего происхождения. Теперь посмотрим, что же было у Дарвина? Были ли у него только единичные факты, или же было дано им и объяснение? За неимением места приходится привести только отдельные цитаты, относящиеся к этому вопросу.

Дарвин писал: «Под этим термином, аналогичная или параллельная изменчивость, я подразумеваю, что сходные признаки иногда появляются у различных разновидностей или рас, происшедших от одного и того же вида, и более редко в потомстве далеко различных видов. При этом, в отличие от того, как это было до сих пор, здесь для нас имеют значение не причины изменчивости, а ее результаты».

В другом месте Дарвин писал: «Закон этот, как мы уже упоминали в одной из прежних глав, состоит в том, что разновидности одного вида часто подражают другим им родственным видам, и обстоятельство это объясняется, с моей точки зрения, тем, что все родственные виды произошли от одной первичной формы» ([7]).

«Некоторые разновидности дыни замечательны тем, что принимают характерные признаки других видов и даже других, хотя и родственных, родов; так, например, змееобразная дыня походит до некоторой степени на плод *Trichosanthes anguina*; другие разновидности совершенно сходны с огурцами; у некоторых египетских разновидностей семена прикреплены к известной части мякоти, и это служит характеристическим признаком некоторых диких форм» ([8]).

В другом месте по этому поводу Дарвин опять-таки пишет следующее: «Три вида *Cucurbita* произвели множество пород, которые так тесно соответствуют друг другу по признакам, что, как настаивает Ноден, их можно расположить почти в параллельные ряды. Некоторые разновидности дыни замечательны тем, что походят по важным признакам на другие виды как того же самого, так и других близких родов».

«...Мы должны предполагать, что все члены этого семейства наследовали почти одинаковое строение от раннего предка. Наши злаки и многие другие растения представляют подобные случаи».

«...Разновидности одного вида часто подражают различным видам... Факты эти важны потому, что показывают, что каждое легкое изменение управляется законом и в гораздо большей степени зависит от свойств организации, нежели от свойств условий, которым подвергается изменяющееся существо» ([9]). Эту последнюю цитату следует особенно запомнить тем, кто забывает специфическую природу организма и думает изменять его «в заранее заданном направлении».

«Виды, унаследовавшие почти одинаковое сложение от общего предка и подверженные сходным влияниям, естественно, стремятся представить аналогичные изменения; или же эти самые виды могут порою возвратиться к некоторым признакам своих древних предков» (Дарвин, Происхождение видов, перевод Филиппова с 6-го англ. издания, стр. 130).

Следующие цитаты опять-таки говорят о том же самом.

«Так как по моей теории все виды рода предполагаются происшедшими от общего родича, то и следовало ожидать, что они подчас будут изменяться одинаковым образом — так, чтобы разновидность одного вида приняла некоторые из признаков другого вида, который, по моему воззрению, есть лишь резкая и постоянная разновидность».

«Различные виды представляют аналогичные изменения, так что разновидность одного вида часто усваивает признак, свойственный некоторому родственному виду, или возвращается к некоторым признакам отдаленного предка».

«Я полагаю, что никто не станет сомневаться, что подобные аналогичные изменения обусловлены унаследованными различными

расами от общего родителя одинаковой конституцией и одинаковой тенденцией изменчивости под влиянием не известных нам однородных причин» ([10]).

Этих цитат, я думаю, вполне достаточно, чтобы убедиться в том, что Дарвин не только заметил многочисленные факты, но и формулировал общий закон, а также дал совершенно верное объяснение этого закона как с точки зрения общеметодологической, так и с точки зрения наших современных генетических понятий, чего нет, к сожалению, у Вавилова. Для характеристики приведу некоторые цитаты из его более ранних работ.

«Виды и роды, генетически близкие между собой, характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм для одного вида, можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов» ([11]).

«Присматриваясь к изменчивости у самых различных семейств, можно подметить склонность к образованию определенных групп, форм, как бы склонность кристаллизоваться в определенные системы и классы, аналогично тому, что мы знаем из кристаллографии для химических соединений».

«Явления мимикрии, подражание одних видов и родов другим в форме и окраске, несомненно, во многих случаях представляют не что иное, как повторение тождественного (подчеркнуто нами. — А. Ж.) цикла изменчивости у различных семейств и родов, и не представляет какого-либо исключения, иллюстрирующего роль отбора в создании форм, как это склонны были предполагать дарвинисты, а общую организованному миру повторность форм изменчивости» (подчеркнуто нами. — А. Ж.).

«Явления мимикрии общи всем классам и семействам, и те необычайно разительные формы мимикрии, которые открыты, например, у бабочек, являются лучшей иллюстрацией закона «тождества рядов генотипической изменчивости» у растений и животных. Природа кристаллизует формы в определенные системы и классы» (стр. 13).

«Изучив детально комплексы признаков, характеризующих линнеоны и их расы из разных родов и семейств, можно с большей или меньшей полнотой предвидеть схему сортового и видового деления других родов и линнеонов, и не только собственно деление на расы, жорданоны, но и самые линнеоны, ибо и они подчиняются общему правилу повторности» (подчеркнуто нами. — А. Ж.).

При этом это касается не только наличного в природе многообразия, но и возникающих новых форм, получаемых, например, «путем гибридизации при отдаленных скрещиваниях» ([11]) (стр. 13—14).

Характерно, что в английском издании «Закона» эту тенденцию автор распространяет и на мутации, но что больше всего вызвало наше недоумение, так это то, что антидарвинистический характер объяснения явления мимикрии автор повторил и в английском издании. Так, например, на стр. 85, соглашаясь с Эймером в объяснении явления мимикрии независимым проявлением тех же самых изменений в различных родах и семействах, автор пишет: «Мимикрия может быть рассматриваема, как общее явление повторения признаков форм организованного мира, но не как исключение, иллюстрирующее роль отбора, как предполагали дарвинисты».

В издании 1935 г. «Закона» опять-таки в ряде мест подчеркивается мысль о повторности рядов изменчивости и о том, что Дарвину были известны только отдельные разрозненные факты. Неправильность этих последних утверждений видна из приведенных цитат Дарвина.

А теперь дадим краткое резюме взглядов Вавилова.

В самой формулировке «Закона» подчеркивается тождественность рядов наследственной изменчивости, далее декларируется склонность к образованию определенных групп формы, и, наконец, основной вывод Вавилова — это «повторность тождественного цикла изменчивости» и «общее правило повторности».

Заметим от себя, что все эти основные утверждения автора не имеют ничего общего ни с диалектикой, ни с дарвинизмом. Начнем с того, что в основную формулировку Вавилов не внес ничего нового, чего бы не было у Дарвина. Однако Дарвин формулировал свой закон аналогичной изменчивости для доказательства единства происхождения от общих предков, и его доводы достаточно убедительны и вполне научны. Насколько они согласуются с современными генетическими исследованиями, я остановлюсь несколько ниже. Вавилов же дал свою интерпретацию закона аналогичной изменчивости Дарвина, и его интерпретация совершенно не удовлетворяет этому условию. В самом деле, близкие виды, роды, семейства и даже порядки только повторяют тип изменчивости близких форм, значит, это и есть настоящий преформизм или бетсонианство, как идеалистическое течение. Замечу тут же, что Бетсон, как экспериментатор и автор работ по взаимодействию генов и ранних исследований сцепления факторов, навсегда войдет в материалистическую генетику; но Бетсон, как автор теории «присутствия — отсутствия» и эволюции, как утери факторов,— идеалист, и в этой части его установки подлежат полному отрицанию. К сожалению, Вавилов в обосновании «закона гомологических рядов» и других своих концепций заимствовал от Бетсона его слабые идеалистические стороны, которые как раз ни в какой форме не могут быть связаны с материализмом.

Телеология Вавилова не является случайной опиской или опечаткой. Эту мысль он последовательно проводит на протяжении многих страниц и изданий. Как мы показали выше, явления мимикрии он объясняет не тем, что данные формы закреплены естественным отбором, как объяснял Дарвин, а «общей организованному миру повторностью форм изменчивости». Стало быть, если изменилась окраска бабочки или гусеницы, то должна измениться в том же направлении и трава, и кора дерева, и прочие признаки растений.

Бетсонианство Вавилова выступает не только в этой работе, но и в других, более поздних. Так, например, в работе 1927 г. «Географические закономерности в распределении генов культурных растений» он пишет: «Так, мы приходим с иной стороны к мысли, выдвинутой нашим учителем W. Bateson'ом, о том, что процесс эволюции надо рассматривать как процесс упрощения, развертывания сложного клубка первоначальных генов (а кто же этот клубок завернул?— А. Ж.). Мы определяем географически процесс эволюции как расхождение из основных центров формообразования, скопления генов, убывание от центров к периферии доминантных генов, освобождение от части генов [если верна схема Бетсона — понимание доминирования и рецессивности как присутствия и отсутствия генов (а разве не ясно, что она не верна? Ведь это было еще четко доказано Морганом. — А. Ж.). Для нашей концепции безразлично, если она даже будет окончательно опровергнута]. С общекультурной, исторической точки зрения этот процесс был положительным, давшим начало великим северным культурам (тут получается, по украинской поговорке, «в огороде бузина, а в Киеве дядько». — А. Ж.). Генетически будучи рецессивными по составу генов, они наложили волю на потенциально более них богатые конгломераты генов исходных народностей, пребывающих в центрах человеческой культуры» (стр. 419).

Какое это имеет отношение к обсуждаемой проблеме? Здесь или полное непонимание биологических и социологических закономерностей и путаница этих понятий, или же открытый расизм. Мы хотим иметь ясный ответ.

Нельзя также не обратить внимания на самый факт, что в первом издании «Закона» никакой ссылки на Дарвина нет, а слово «дарвинизм» с малой буквы является единственным словом, по которому можно судить о некотором отношении к Дарвину. Однако, как видно из вышеприведенной цитаты, это слово употребляется в контексте не для развития дарвинизма, а для его отрицания. И теперь, когда через 16 лет автор пишет, что его «закон» есть развитие дарвинизма, то такое утверждение мы совершенно отказываемся понимать.

В процессе своих построений Вавилов приходит к выводу, что тождественные формы получаются также и при гибридизации. В этом отношении логика приводит его к необходимости сделать

вывод, что и при гибридизации природа бессильна до бесконечности разнообразить формы, а творит по определенному плану и до определенного предела.

Кратко о самих терминах «аналогичной» и «гомологичной» изменчивости.— С точки зрения наших обычных генетических представлений гомологичными признаками мы можем называть такие признаки, которые вызываются гомологичными генами, а гомологичные гены — это гены, локализованные в идентичных участках парных хромосом. Однако мы знаем, что сходные признаки могут обусловливаться вовсе не гомологичными генами, а генами, находящимися совсем в других участках парных хромосом и даже в разных парах хромосом. Это хорошо известно по ряду признаков у дрозофилы, а это в свою очередь является доказательством в пользу «старого» термина Дарвина — аналогичной изменчивости, но не в защиту термина, введенного Вавиловым. Это довод против тех, которые хотели бы сделать попытку оправдать Вавилова за введение нового термина для того типа изменчивости, закон которого был обоснован Дарвином.

Наш общий вывод — никакого закона гомологических рядов Вавилова в природе нет. Есть закон аналогичной изменчивости Дарвина. Что же все-таки сделал Вавилов? Вавилов собрал массу новых фактов, которые вполне могут быть присовокуплены для расширения доказательств закона Дарвина, и в этом его заслуга. При правильной оценке этих фактов они действительно могут быть использованы для подтверждения этого типа изменчивости Дарвина. Но, как известно, констатация фактов не есть еще наука, а их объяснение. Объяснение их у Дарвина правильное и материалистическое, а у Вавилова — неправильное и телеологическое. Что объяснение Дарвина более правильное и соответствует современным генетическим представлениям, можно привести ряд других доказательств. Так, например, современная цитогенетика устанавливает, что у некоторых видов и родов существуют гомологичные геномы, а именно, геном «А» имеется у однозерняных, твердых пшениц и мягких пшениц. Геномы «А» и «В» имеются у твердых и мягких пшениц. Ряду геномов твердых и мягких пшениц, как показали исследования Вакара, соответствуют гомологи у некоторых видов пырея. Все это подтверждено соответствующими наблюдениями о конъюгации геномов различных видов и родов. Далее известно, что конъюгация бывает прочная по всей длине хромосомы и рыхлая, когда хромосомы конъюгируют концами или серединой; последнее объясняется тем, что не вся хромосома или не весь геном гомологичен, а только часть. Кроме того, наблюдающаяся концевая и фигурная конъюгация хромосом разных пар свидетельствует о том, что некогда бывшие гомологичными гены или участки хромосом оказываются в разных парах хромосом.

Вавилов тоже с увлечением и постоянно говорит об установленных фактах гомологичности хромосом разных видов пшениц и пырея и пшениц. Но чувствуется, что ему хотелось бы сделать вывод, что у пырея в процессе эволюции возникли гомологичные пшенице геномы. Такой вывод целиком согласовывался бы с концепцией Вавилова. Но мы вслед за Дарвином делаем совсем другой вывод, о чем несколько ниже.

Исследование природы геномов только началось, и уже стерты резкие границы между видами и перекинуты вехи от одних видов к другим и от одних родов к другим, но даже если не будет найдено общих геномов у разных родов, то в свете того, что мы знаем о транслокациях, дефишностях и инверсиях, одним словом, об изменении генных связей, которые нарушали гомологичность геномов у разных родов, теперь известно, что один и тот же набор хромосом одного вида или рода может образовывать бивалентные соединения хромосом с наборами хромосом других видов и родов. Так, например, установлено, что все семь хромосом ржи могут иногда образовывать биваленты со всеми семью хромосомами однозернянки. Этот же набор хромосом ржи может конъюгировать со всеми семью хромосомами житняка или эгилопса. Однако подобные соединения хромосом разных родов очень часто являются рыхлыми и для большей части хромосом совсем отсутствуют. Но даже рыхлые соединения свидетельствуют о наличности гомологичных участков, осуществляющих притяжение и последующее соединение между хромосомами различных видов и родов. Японский исследователь Кихара считает, что геномы близких родственных родов содержат одинаковый набор генов, являющийся необходимым минимумом для нормального развития и размножения, но гены эти, вследствие различных перестроек хромосом при транслокациях, делециях и пр. в процессе эволюции этих родов, размещены различно в хромосомах и по хромосомам отдельных геномов. Это различие в размещении гомологичных генов и участков хромосом и затрудняет конъюгацию хромосом и является основной причиной расчленения соответствующих видов и родов.

Такое изменение в расположении генов и их групп в хромосоме или в разных парах хромосом мы выражаем понятием «изменение генных связей». Следовательно, современная генетическая концепция подтверждает взгляд Дарвина в том смысле, что гомологичные геномы и аналогичные признаки у близких видов и родов есть следствие происхождения от общих предков. В связи с этим мы рассматриваем эволюционный процесс и возникновение новых видов и родов как следствие процесса изменения генных связей, которое (изменение) идет под воздействием факторов окружающей среды.

Что касается аналогичных признаков у разных видов и родов, то мы считаем, что эти признаки вызываются некогда бывшими гомологичными генами, которые, в силу различных перестроек хромосомного вещества, оказались в разных участках парных хромосом и в разных парах хромосом. Видовые различия являются следствием различий в генных связях. Видовые же сходства — это следствие сходства между генами разных видов, как следствие происхождения от общего предка. В связи с этим мы приходим к более глубокому пониманию природы гена, как специфической структуры, и его относительной устойчивости. Устойчивость гена в историческом разрезе весьма относительна, но определенность его специфической структуры сохраняется довольно долго, и это является причиной некоторого сходства признаков близких видов и родов.

Еще древние говорили, что всякому свойственно ошибаться, и не ошибки ставятся в вину Вавилову. Последнему ставится в вину то, что он не указал на Дарвина, как основного автора закона, и направил свою критику против более последовательных материалистических позиций основного автора закона аналогичной изменчивости. Мы знаем, что и Дарвин совершал ошибки, и мы не относимся к нему, как к некоторому непогрешимому папе, но нужно все-таки больше вникать в то, о чем идет речь..

Мы в основном исчерпали свои замечания и показали, что претензии Вавилова на открытие им «закона гомологической изменчивости» являются неосновательными, так как такой закон был раньше него совершенно четко обоснован Дарвином, и следует просто восстановить авторство Дарвина. Но возникает вопрос: личное заблуждение Вавилова принесло ли пользу или вред нашей стране? — Я все же считаю, что пользу, потому что в поисках за недостающими звеньями гомологических признаков автор проявил большую энергию по собиранию мировых растительных ресурсов и благодаря этому из Азии, Африки, Америки вывез огромное количество образцов различных культурных растений, которые теперь, на новом этапе работы наших селекционных учреждений, используются для практических целей. Прогресс обусловливается не только безошибочной деятельностью, но даже и ошибки могут обусловливать то же самое. Примером этому — заблуждение Вавилова.

Однако будет неправильно, если Вавилов успокоится на признании его заслуг и не сделает должных выводов. Поскольку выдвинутая им теория стала центром притяжения всяких реакционных сил, он должен перед мировым общественным мнением отказаться от своих вольных и невольных заблуждений. Если же он этого не сделает, то мы будем считать, что в развернувшейся политической идеологической борьбе с мировой реакцией в виде фашизма с его пресловутой расовой «теорией» он не выполнил своего обществен-

ного долга перед социалистической родиной. И тогда советские генетики должны будут сделать это сами, но уже без той доли уважения к этому автору за его огромные заслуги перед нашей страной.

Мы понимаем, конечно, что сделать это ему трудно, так как он свыкся с мыслью, что ему принадлежит основная заслуга, потому что на прошлом этапе нашего культурного роста никто ему, вероятно, не указал раньше на его личный удельный вес, но это сделать так же необходимо, как необходимо честно работать по выведению сортов с.-х. растений для своей страны.

* * *

Доклад Меллера выгодно отличался от других докладов, защищающих генетическую концепцию, тем, что он стоит на уровне современных генетических достижений. Он был иллюстрирован большим количеством экспериментально добытых фактов, которые были представлены в известной системе и с железной необходимостью подтверждали господствующую генетическую концепцию. Все это выбивало всякую основу для беспочвенных нападок на эту науку.

Наше впечатление об этом докладе создалось на основе слуховых восприятий. Мы не имели возможности его прочитать и для своей статьи пользуемся только кратким резюме его доклада, напечатанным в бюллетене сессии. Однако было бы мало пользы и для самого Меллера, если бы мы ограничились только никому не нужной похвалой его доклада. И поэтому мы попытаемся остановиться на недостатках его доклада. Последнее тем более необходимо, что проф. Меллер является наиболее левым из американских генетиков, который делает попытку подвести под разрабатываемую им науку философскую концепцию марксизма-ленинизма. И наши советы и замечания имеют в виду в первую очередь оказать ему товарищескую помощь в его исканиях на этом пути.

Конечно, понятие о материальном существовании гена, как особой и специфической материальной части хромосомы, является строго обоснованным большим количеством экспериментов, которые Меллеру больше, чем кому-либо иному, известны.

Однако утверждение Меллера о том, что доктрина..., утверждающая..., что генотип несет в себе отпечаток развития фенотипа, несовместима с основами генетики, ибо она сводит на-нет наиболее отличительные свойства гена, как такового. Эти отличительные свойства следующие: во-первых, ген воспроизводит подобие самого себя, т. е. природа дочернего гена зависит от природы материнского гена, а не от фенотипа, или протоплазмы, окружающей ген ([12]), —

является совершенно неправильным. Лично я, разделяя генетические концепции, не вижу никаких противоречий в концепции, признающей влияние фенотипа на генотип, с основами генетики. Далее признания такого влияния вовсе не стирают и не сводят на-нет основные и отличительные свойства гена. Специфические свойства гена, возникшие (как и сам ген) в процессе эволюции, в основном остаются в течение долгого времени, но не в течение тысяч и даже сотен тысяч лет, так как последнее никто не доказал, а экспериментальные факты свидетельствуют о другом. Однако, хотя «ген воспроизводит подобие самого себя, т. е. природа дочернего гена (в основном.— А. Ж.) зависит от природы материнского гена», но дочерний ген образуется в конкретном фенотипе, в конкретной протоплазме, окружающей ген, и, несмотря даже на относительную устойчивость гена, все же это влияние на ген может иметь место, а стало быть, в какой-то форме это влияние развития фенотипа как-то должно фиксироваться. Непризнание такого взаимного влияния плазмы и фенотипа на ген противоречит основам диалектики, рассматривающей материальные процессы в связи и во взаимодействии. Исключить же ген и генотип из этого взаимодействия и отграничить его даже от влияния процессов, происходящих в том же самом организме, в котором этот ген образуется, с нашей точки зрения является полнейшей метафизикой, дающей основу для идеализма и телеологии.

Характерно, что проф. Меллер в этом вопросе стоит на совершенно крайней концепции, которая не имеет последователей, и эта концепция сложилась у него давно, о чем можно судить хотя бы по тому, что по этому вопросу он полемизирует со своим учителем Морганом. Так, в статье с чрезвычайно громким названием — «Учение Ленина в его отношении к генетике», он пишет: «Более того, Морган боролся против идеи чистоты гамет, основного принципа менделизма, совершенно необходимого для объяснения процесса естественного отбора» ([13]). Как известно, Морган признавал «загрязнение» генов в результате гибридизации, т. е. Морган также признавал влияние на ген и генотип условий развития фенотипа. Мы считаем, что гипотеза «чистоты гамет» Менделя действительно является идеалистической, и борьба против нее совершенно необходима, и поэтому Морган, с нашей точки зрения, был более прав, когда боролся против этой гипотезы, чем Меллер, который пытается ее защищать.

Что касается утверждения Меллера о том, что «изменения эти редки и случайны и по характеру своему не отражают изменений, которые мог претерпевать фенотип», то оно справедливо только в том смысле, что изменения генотипа могут итти в других направлениях, чем изменения фенотипа, т. е. генотипические изменения

не адэкватны изменениям фенотипа. Но неверно предположение, что изменения фенотипа не отражаются на генотипе.

Если же, по утверждению Меллера, «опыты с чистыми линиями показали также, что при наличии гомозиготности по данному набору генов различие в способе развития особи не отражается на ее потомстве» (14), то это потому, что в этих опытах имеют дело с одним геном в течение короткого отрезка времени, и, для того чтобы обнаружить это влияние, нужно было бы получить мутационное изменение именно данного гена и в определенном направлении. Но об этом подробнее несколько ниже.

Далее проф. Меллер пишет: «Независимо от того, какой фенотип развивается у гетерозиготных родителей под влиянием внешних условий, они дают совершенно одинаковое распределение типов потомства» (14). Если это изложено для того, чтобы возразить Лысенко, который пытался объяснить расщепление различием во внешних условиях родителей, то это — так. Но если это для того, чтобы доказать независимость генотипа от фенотипа, то это неверно, потому что известно, что распределение типов потомства у гибридов при разных внешних условиях, при разном фенотипе родителей бывает разное. Доказательства эти приведены Бриджесом, Плу, Штерном, нами и многими другими авторами, изучавшими влияние температуры, возраста и других факторов на кроссинговер у дрозофилы. Стало быть, экспериментально доказано, что «генотип несет в себе отпечаток развития фенотипа». А если бы это не было доказано, то нужно было бы нам, последовательным материалистам, поставить соответствующие опыты для того, чтобы это именно доказать и тем самым выбить всякую попытку идеалистов рассматривать генотипы вне связи с фенотипом.

Мой общий вывод в этой части.— Я согласен с проф. Меллером, когда он критикует акад. Лысенко за его механицизм и упрощенчество генетических явлений, но вместе с тем он впадает в другую крайность и делает, с моей точки зрения, автогенетические ошибки, на которые я хочу ему указать. Единственное наше желание — это помочь ему увидеть свою неправоту.

Следующий вопрос, на который сделан упор проф. Меллером в его докладе,— это длительная устойчивость гена. Причем в этом вопросе он впал в такую крайность, которая не может быть оправдана с точки зрения последовательного материализма. Так, например, в своем резюме он пишет: «Количественные исследования показали, что в течение многих тысяч лет данный ген изменяется (мутирует) лишь один раз в течение многих тысяч лет» (14).

Характерно, что эта мысль подчеркивается Меллером неоднократно. Так, например, в июньском номере журнала «Природа» за 1936 г. в своей статье «Современное положение мутационной теории»

он пишет: «Работа Иогансена и его последователей с чистыми линиями давно показала, что отдельный ген обычно весьма устойчив, но эта работа не могла быть настолько углублена, чтобы дать представление о частоте мутационных изменений и определить порядок этой частоты. Однако в позднейшей работе по дрозофиле необходимые количественные методы были выработаны. Уже результаты, полученные в 1918 и 1919 гг., показали, что у этого организма устойчивость гена оказывается порядка нескольких тысяч лет, т. е. что в течение этого времени произойдет не более одной мутации на один ген. Теперь мы знаем, что в действительности величина эта равна нескольким десяткам тысяч лет. В связи с этим можно заметить, что, поскольку в каждом поколении каждый ген формирует совершенно подобную себе структуру несколько десятков раз, то приведенная выше частота означает, что даже у дрозофилы в процессе этого формирования подобной себе структуры не делается ни одного обнаруживаемого ложного шага в течение нескольких миллионов повторений. Иначе говоря, копия копии копии, повторенная несколько миллионов раз, все еще практически неотличима от исходной модели» (стр. 42).

Такое утверждение совершенно непонятно в свете хорошо известных фактов у той же дрозофилы. Ведь у этого организма за 15 лет работы (с 1910 по 1925 г.) по некоторым генам получено по 10, 15, 20 и 25 мутаций, а теперь цифры эти значительно возросли. Все это свидетельствует о том, что период относительной устойчивости гена измеряется значительно меньшим количеством лет, чем думает проф. Меллер.

«Характерной чертой этих мутаций, по Меллеру, является их спорадичность, случайность их возникновения». «...Изменение внешних условий не влияет на общее направление мутаций и лишь редко оказывает значительное влияние даже на их общую частоту» ([14]).

«До сих пор не было найдено, чтобы обычные физиологические воздействия достигали гена и на него влияли. Таким образом для поддерживающегося обычно биологами-негенетиками взгляда, что не только температура, но и вообще условия жизни, как правило, оказывают существенное влияние на частоту мутаций,— нет никаких оснований» ([15]).

«...Грубое воздействие, используемое экспериментатором, и изменения, связанные с физиологическими реакциями развития особи, обычно слабо влияют на частоту мутаций и еще того меньше на их общее направление» ([14]).

Основная мысль Меллера, которая выражена в этих цитатах, это случайность и независимость их от физиологических реакций организма. Если под случайностью понимать их ненаправленность в том смысле, что одни и те же воздействия могут вызвать мутации

многих генов и во многих направлениях, то это одно, и с этим я целиком согласен. Но и эту мысль также можно понимать так, что мутации, их характер и частота не зависят от физиологических воздействий, которые могут резко изменяться под воздействием среды на организм. В этом последнем понимании опять-таки подчеркивается общая мысль автора о независимости генотипа от фенотипа и об отсутствии влияния последнего даже на частоту мутаций. Здесь как раз и выступает то, что мы называем автогенез, как определенное полуидеалистическое направление в генетике.

В самом деле, ведь случайность нами понимается не как беспричинность, а она опричинена. Если говорить о причинах наследственных изменений (мутаций), то здесь приходится не забывать природу самого генотипа (или конкретно гена) и тех воздействий, которым мы подвергаем организм. Природа гена не может быть отделена от генотипа в целом и от той ближайшей среды, в которой этот ген действует. Стало быть, характер физиологических реакций организма, характер совокупности процессов в фенотипе не могут не влиять на природу гена. И поэтому одно и то же воздействие, идущее извне (ну, хотя бы х-лучи), может оказать разное действие на один организм и другой. Доказательства следующие. Всякому, кто пытался вызвать мутации, известно, что одна и та же доза воздействия обусловливает мутацию не всех подвергаемых организмов, а только части их, процент мутаций бывает невелик. Одни организмы мутируют, а другие нет. При статистическом подходе получается впечатление, что мутация одних есть следствие простой случайности, но на самом деле случайное мутирование одних и немутирование других при одних и тех же дозах воздействия есть следствие различного отношения этих организмов к испытуемому фактору, оно подготовлено предыдущим развитием особи, в конечном счете оно подготовлено фенотипическими изменениями. Вот почему мы в этой части приходим совсем к противоположным выводам, чем проф. Меллер. Случайная природа мутаций обусловлена определенными причинами, среди которых фенотипические и физиологические изменения, которые как-то фиксируются в самом генотипе, являются наиболее логически допустимыми. Что это именно так,— подтверждается соответствующими опытами об увеличении мутации стареющих семян. Старение — это определенный физиологический процесс, идущий в фенотипе, с которым связаны изменения в генотипе. На этот же вопрос и отвечают наши опыты по влиянию возраста самок на генотипические процессы в их потомстве. Далее, известно, что одни и те же дозы воздействия различных факторов на сухие, намоченные и прорастающие семена одной и той же чистой линии дают разный процент мутации. Заметных и уловимых генотипических различий между семенами

различного физиологического, биохимического и онтогенетического состояния, кажется, нет. Различия имеют место только онтогенетического и физиологического характера, и эти последние различия и обусловливают различный процент мутаций. Следовательно, обычные физиологические различия фенотипического характера могут быть в числе причин, обусловливающих «случайность» мутационных изменений. Все это может служить доказательством влияния фенотипа на генотип. В равной мере совершенно недоказательными являются утверждения Меллера о том, что «независимость генотипа от фенотипа является насущно необходимой для эффективности процесса эволюции», а также утверждения, «что случайная природа... изменений является необходимой предпосылкой для прочно обоснованной теории естественного отбора» ([14]). Естественный отбор сохраняет тот тип изменений, который дает преимущества его носителю в определенных условиях среды, а как этот тип произошел — совершенно безразлично. Безразлично также и то, произошли ли эти изменения под влиянием фенотипа, или без этого влияния, хотя в нашей концепции мы совершенно не можем себе представить отсутствия этого влияния, так как генотип развивается в определенном фенотипе со всей совокупностью идущих в нем процессов. Только такая концепция является правильной с точки зрения методологии диалектического материализма.

Основная цель этой статьи — это показать, что в развернувшейся дискуссии есть не две точки зрения, а три. Мы, по крайней мере, стоим на этой третьей. У нас имеются такие же принципиальные противоречия с так называемой официальной концепцией, как и с Лысенко. Третья концепция не является новостью, ее пытался обосновать акад. Мейстер в своем выступлении на сессии, но его выступление было слишком общим и не дошло как-то до сознания участников. К своим взглядам мы пришли совершенно независимо и хотели их обосновать на самой сессии, но такой возможности нам не дали ввиду быстрого прекращения прений по дискуссионным докладам, и поэтому мы сделали это настоящим выступлением.

* * *

В общем этой статьей я дал повод для нападок не только для своих противников, но даже и для своих сторонников, которых у меня совсем почти не осталось, и мое личное положение значительно ухудшилось, так как я поставил себя под «обстрел» с двух сторон, но тем не менее я это принужден делать, ибо не вижу никакой другой линии поведения, чем та, которая изложена в моих работах. Я старался, по возможности, сохранить спокойствие и лойяльный тон к своим оппонентам, и я также хочу рассчитывать на такое же отношение с их стороны.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Лысенко Т. Д., «Яровизация», № 1, стр. 47.
[2] Лысенко Т. Д., «Соц. земл.», № 295 от 24/XII 1936 г. и № 5 Бюллетеня сессии ВАСХНИЛ.
[3] Иогансен, Элементы точного учения о наследственности, 1933.
[4] Вавилов Н. И., «Соц. земл.», № 295 от 24/XII 1936 г.
[5] Вавилов Н. И., «Соц. земл.», № 295 за 1936 г.
[6] Вавилов Н. И., «Соц. реконстр.», № 12, стр. 35.
[9] Дарвин, т. III, кн. II, ч. II, стр. 292—295, 1928.
[7,8,10] Дарвин, Происхождение видов, стр. 132—133, 1865.
[11] Вавилов Н. И., Закон гомологических рядов в наследственных изменениях стр. 11, Саратов, 1920.
[12] Меллер, Бюллетень № 5, стр. 14—15.
[13] Меллер, Сборник Академии Наук СССР, стр. 583, Ленинград, 1934.
[14] Меллер, Бюллетень № 5, стр. 15, 17, 18.
[15] Меллер, «Природа», № 6, стр. 44.

A. R. JEBRAK. SOME RESULTS OF IV SESSION OF THE LENIN ACADEMY OF AGRICULTURAL SCIENCES

SUMMARY

1. Opinions of Lysenko about the efficacy of intersort crossings at self-polinating plants did not got any special recognition neither in the discussional literature, nor during the process of discussion of his report on the session itself. The majority of the authors has pointed out the insufficient quantity of experimental data. His conception about the alteration of the nature of the plants by means of breading does not pass the limits of genetic interpretation about an artificial obtaining of mutations or selection of diverse genotypes, arisen earlier through fitting of suitable conditions. In particular, the conclusions of Lysenko about directed transformation of winter-corn into spring-corn can be explained by the reason that the created narrow temperature limits allow to distinguish genotypically different forms arisen in the «pure-linear» sort before, or to mark out a certain type of mutation under the influence of elevated temperature, when passing the stage of change into spring-corn.

Consequently, Lysenko has to deal not with directed hereditary changes, but with a directed selection.

2. In the discussion developed about some of the Vavilov's works it was pointed out, that the so-called law of homological rows was entirely assumed from Darwin, and in the first edition in the year 1920 and also in the english edition in the year 1922 was directed against Darwin. In the interpretation of Vavilov this «law» in the

methodological respect bears the elements of idealism, which are also present in other works of Vavilov.

3. The weak point of the conception of Muller, put out on the session, was the rupture of the phenotype and genotype and grounding of independence of genotype from the phenotypic condition of the organism. Such a conception is contradictory to the consecutively materialistic comprehension of natural appearances. In the part of the exposition of the virtual material of the modern genetics, the reporter has proved very well the conclusions of geneticists, and has made objectless the attacks on genetics from the side of investigators working in the adjacent sciences and by different methods.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathematiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Х. Ф. КУШНЕР

СПОРНЫЕ ВОПРОСЫ И НЕДОРАЗУМЕНИЯ В ГЕНЕТИКЕ[1]

В статье разбираются дискуссионные вопросы генетики, поднятые акад. Т. Д. Лысенко. Показано, что по ряду вопросов (условность доминирования, зависимость проявления генотипа от внешней среды и др.) по существу нет разногласий между современной генетикой и утверждениями акад. Лысенко. Отрицание акад. Лысенко основ современной хромосомной теории наследственности не является сколько-нибудь обоснованным и должно быть отвергнуто. Обвинения по адресу современной генетики в противопоставлении себя эволюционному учению Дарвина также не могут считаться обоснованными.

В широко развернувшейся за последние 3—4 года дискуссии по вопросам генетики и селекции, наряду с законным требованием пересмотра устаревших генетических догм, идет несправедливая атака на современную генетику вообще. При этом забывается ряд достижений генетики, уже принесших пользу практике животноводства и растениеводства. И, что удивительнее всего, атака на генетику (фактически на старые догмы генетики) сплошь и рядом идет с помощью аргументов, развитых именно современной материалистической генетикой. Но, в пылу полемики, эти диалектико-материалистические положения генетики противниками, с одной стороны, забываются и с другой — доводятся до такой крайности, раздуваются так односторонне, что в конце концов приводят к абсурду. Поэтому хотелось бы с самого начала разграничить, что в этой дискуссии является надуманным, не соответствующим действительным разногласиям, от того, что является спорным и подлежит дальнейшему обсуждению в целях выявления истины.

Начнем с тезиса об условности доминирования и роли здесь внешней среды. Ведь не кто иной, как генетики, показали различие в проявлении признаков окраски стебля дурмана при скрещивании особей с зеленой и пурпурной его окраской в зависимости от того, где высеяны гибриды: летом у гибридов, выращенных в поле, доми-

[1] Печатается в дискуссионном порядке. Просят возражать. *В. Комаров.*

нирует пурпурная окраска, зимой в оранжереях гибриды несут промежуточную, более бледнозеленую, окраску. Установление у львиного зева зависимости окраски цветов гибрида от окружающей температуры и интенсивности освещения (доминирование в условиях пониженной температуры и полного освещения красной окраски — первой исходной родительской формы, и доминирование при выращивании гибридов в затененных теплых местах окраски слоновой кости — другой родительской формы), установление зависимости во внешнем проявлении мутации «ненормальное брюшко» у дрозофилы в зависимости от условий питания и содержания и много других подобных примеров обусловили то, что в учебниках по генетике эту проблему стали формулировать следующим образом: «...можно говорить вообще о зависимости степени доминирования от всей наследственной конституции организма и от условий его развития. Доминирование оказывается, таким образом, в большей мере следствием развития, чем свойством генов» (1).

В области животноводства это положение конкретизируется, например, выводами из наблюдений над эффективностью широко идущей у нас в СССР метизации аборигенных пород мировыми культурными породами. На многочисленных примерах показано, что метисы от этих скрещиваний только тогда имеют наилучшие показатели роста, развития и молочности, когда они находятся в нормальных условиях кормления и содержания. В этих условиях, например, метисы шортгорно-калмыки гораздо ближе стоят к чистопородным шортгорнам, нежели к калмыкам, и, наоборот, в условиях недокорма фенотипические отличия в сложении метисов от аборигенов несущественны. Принципиально явление того же порядка представляют собой известные в зоотехнии случаи неудачной акклиматизации животных, вновь завезенных в районы, где условия питания резко отличны от родины. Снижение веса, молочности, плодовитости шортгорнских животных, завезенных из Англии в Румынию, и ненормальное развитие потомства от них, как оказалось, имеют свою конкретную материальную причину — недостаточное минеральное питание. Еще более наглядным случаем перерождения животных резко пищеварительного конституционального типа в противоположный дыхательный является пример завоза крупного рогатого скота мясного типа из Англии в Австралию и Канаду, где эти животные в течение 150 лет вольного содержания на пастбищах, без интенсификации условий их содержания, превращались в дикий длиннорогий скот дыхательного типа. Суммируя все это, известный швейцарский зоотехник Дюрст по праву заявляет: «Породы и конституциональные типы являются *фенотипами* (курсив Дюрста), которые вырождаются, если не сохраняются условия, их породившие» (2).

Выходит, таким образом, что зависимость доминирования от внешней среды (да и не только от внешней, но и от всего генного баланса) принципиально генетикой не отрицается, и употребление термина «доминантный», «рецессивный» с этой точки зрения следует считать в известной степени условным.

Заслугой акад. Лысенко вслед за И. В. Мичуриным в проблеме доминирования является то, что они настойчиво приковывают к ней внимание генетиков, требуя изучения тех условий, при которых данный генотип будет давать наибольшую хозяйственную пользу для социалистического земледелия. Достижения академиков Лысенко и Мичурина, ту результативность, которую их работы уже дали практике, трудно переоценить, и работы в направлении коренного изменения физиологии развития не только растений, но и животных, следует всячески поддерживать и расширять; причем генетики, в особенности феногенетики, в этих вопросах не должны не только самоустраняться, как это было до сих пор, но занять наряду с физиологами одну из первых ролей...

Акад. Т. Д. Лысенко, приводя массу примеров того, как «один и тот же генотип, развиваясь в относительно разных условиях, может давать разные фенотипы», полагает, что тем самым он подрубает под корень основы генетики. Весьма наглядными в этом отношении являются сроки выколашивания финляндских и индийских пшениц в разных районах Союза: в Азербайджане — индийские пшеницы выколашиваются на 15—20 дней раньше финляндских, тогда как в Хибинах, наоборот, финляндские по скорости развития обгоняют индийские. На этом основании акад. Лысенко по праву отстаивает необходимость при создании сортов всегда ориентироваться на конкретные естественно-исторические условия тех районов, для которых эти сорта создаются. Но, спрашивается, разве эти положения находятся в непримиримом противоречии с основными тезисами современной генетики? Да и не только в непримиримом, а вообще противоречат ли? Нам думается, что нет. Дело в том, что представления о том, будто бы современная генетика механистически сводит каждый отдельный признак к обособленно находящимся в организме генам, что гены не продукт эволюционного развития, а существуют извечно, что действие гена независимо от внешней среды, не соответствуют действительности, а ведь именно в этих «грехах» обвиняется сейчас генетика акад. Лысенко и из животноводов, например, И. И. Поляковым и А. В. Ланиной.

Мы уже показали, как современная генетика действительно трактует проблему доминирования и как обвинения в абсолютизировании генетиками явлений доминирования и рецессивности оказались направленными не по адресу. Посмотрим, что говорят современные учебники генетики по остальным затронутым вопросам. Так, те же

Синнот и Денн на стр. 187 говорят: «Хотя комбинации частично и объясняют появление изменений, они не говорят ничего об их происхождении, так как сами факторы, вследствие расщепления и комбинации которых образуются новые формы, должны были возникнуть до этого. Следовательно, основной проблемой является выяснить, каковы первичные новые изменения, происходящие в наследственном веществе»; на стр. 217: «У растений, где воспроизводительные клетки могут образоваться из соматических тканей, соматические мутации могут поэтому передаваться потомкам»; на стр. 260: «Вышеприведенные соображения должны предостеречь нас от взгляда на «признаки», как на независимые единицы или следствия, вызванные действием отдельных генов. Признаки взрослого организма сами по себе отсутствуют в гаметах, т. е. в строгом смысле слова они вовсе не передаются по наследству. Наследуются лишь гены, влияющие на эти признаки в течение развития»; на стр. 262: «Не только каждый ген имеет многообразное влияние, но и каждый признак зависит от совместного действия многих генов»; на той же стр. 262: «В общей форме она (генетическая теория) рассматривает все признаки в качестве конечных результатов многих процессов, определяемых многими генами». И еще последняя цитата из той же стр. 262: «Имеются все основания полагать, что гены действуют не непосредственно, а через посредство промежуточных цитоплазматических веществ, и что характер их действия зависит как от местных условий, имеющихся в организме, так и от влияний внешней среды».

Получается, таким образом, что современная материалистическая генетика не только не поддерживает всех догм формалистического порядка, которые еще так сравнительно недавно действительно витали в умах генетиков, но сама беспощадно разбивает их на основании конкретных экспериментов, на базе недавно начавшей складываться феногенетики. И, далее, отсюда следует, что нападки в этом направлении являются сплошным недоразумением, так как ими пытаются разбивать те положения, которые современная генетика вовсе не отстаивает, но которые ей настойчиво приписываются. И, наконец, в-третьих, создается впечатление, что расхождение и борьба по этим разделам представляет собой не более, как бесславную борьбу с ветряными мельницами.

* * *

Влияние на проявление доминирования и генотипа вообще внешней среды нельзя рассматривать механистически. Совершенно нелогичным является распространенное пока еще представление о том, что существуют некоторые абсолютные фенотипические атрибуты

генотипа для так называемых «нормальных» условий развития организма; что же касается других, измененных условий, то генотип дает здесь якобы не «норму», а «ненаследственные модификации». Надуманность этой схемы, как показал акад. Мейстер, вытекает уже из того, что само понятие «нормы среды» является весьма условным. Одно дело нормальные условия среды, например в Хибинах, и другое дело — в Закавказьи. Обоим районам присущи свои собственные «нормы среды», и, как следствие этого, растения одного и того же сорта в этих районах окажутся фенотипически различными. Но вопрос о том, где генотип проявил свою «норму» и где он дал «модификацию», будет праздным, так как самая его постановка покоится на неверных методологических позициях. Как правильно подчеркивает акад. Мейстер, значительную роль в этой путанице, в отстаивании тезиса о ненаследственности модификации, сыграла наша п р и в ы ч к а считать наиболее часто встречающиеся вариации особей типичными, нормальными, в отличие от «ненаследственных» модификаций, вызванных измененными условиями среды. В действительности нет никаких оснований считать одни фенотипы наследственными, а другие ненаследственными. Понимая под фенотипом, выражаясь словами акад. Мейстера, лишь «конкретную форму выявления того или другого генотипа организма при данных конкретных жизненных условиях его существования», приходится каждую модификацию считать наследственной и генотип в целом оценивать по всем продуцируемым им модификациям.

С этих позиций и следует рассматривать проблему взаимоотношения генотипа и внешней среды и, исходя отсюда, в практической селекционной и агротехнической работе выявлять и подбирать такие условия, при которых обеспечивается получение наиболее желательных нам проявлений генотипа.

С этой точки зрения выражения проф. А. Жебрака ([3]) о том, что генотип «активно» борется со средой, что условия среды «скорее ломают генотип», чем «гнут его», следует признать неудачными, поскольку в них отвергается способность генотипа во взаимодействии с условиями внешней среды производить в известной степени более приспособленные к этим условиям модификации, отвергается способность организма к большей или меньшей лабильности. Не случайной является и другая формулировка проф. Жебрака «...воздействием условий внешней среды мы по сути изменяем только ту часть фенотипа, которая падает на долю паратипа или внешней среды». Методологическая несостоятельность заключается здесь в довольно распространенной, в особенности среди генетиков, увлеченных математикой, механистической теории о существовании двух обособленных частей фенотипа, одна из которых обусловлен генотипом, другая только внешней средой. В обоих случаях сущность

ошибок заключается в непонимании диалектики взаимодействия внешнего и внутреннего, несмотря на то, что проф. Жебрак слишком даже часто прибегает к философской терминологии [«Внешняя физиологическая среда, опричинивая собой состояние хромосомного комплекса, переходит во внутреннее (состояние генотипа)», или вот еще: «генетические связи, включив в себя в снятом виде физиологические возможности»]. На самом же деле проблему генотип-фенотип следует, по нашему мнению, рассматривать как закономерности осуществления в действительности (в фенотипе) той или иной из имеющихся налицо реальных возможностей (в генотипе), в зависимости от условий среды. Однако из этого никоим образом не следует, что в генотипе все предопределено извечно, так как диалектика учит, что условия не есть пассивный элемент в развитии и что при известных обстоятельствах условия создают новые возможности для развития вообще и для эволюции организма в частности. Что эта формулировка не является голым методологизированием, можно показать на массе примеров не только из области социологии, но и биологии (сотни примеров различного поведения одного и того же вида, сорта в разных экологических условиях, экспериментальное получение новых мутаций под влиянием внешних агентов и т. п.).

* * *

Принцип подбора родительских пар при гибридизации, развитый акад. Лысенко, основанный на сочетании в гибриде короткой стадии яровизации от одного родителя и укороченной световой стадии от другого родителя, в результате которого (сочетания) полученное гибридное F_1 должно быть и действительно является более раннеспелым, нежели родители, также не находится в противоречии с хромосомной теорией наследственности, с этой основой современной генетики. С позиций хромосомной теории наследственности это объясняется накоплением в гибриде F_1 как доминантных факторов короткой стадии яровизации от одной родительской формы, так и доминантных факторов короткой световой стадии от другого родителя. В таком случае явление, что F_1 будет вообще самой скороспелой формой не только в сравнении с родителями, но и в сравнении с любыми выщепенцами из F_2, F_3 и т. д., находит себе генетическое объяснение. Если в этих случаях в F_1 действительно имеет место полное доминирование короткой световой стадии и короткой стадии яровизации над соответственными удлиненными, то и нечего ожидать, чтобы выщепляющиеся в F_2, F_3 и т. д. гомозиготные по укороченным стадиям особи были более раннеспелыми, нежели гетерозиготное F_1. Другое дело, когда доминирование укороченных стадии

будет неполным или совсем отсутствовать, тогда в F_2 бесспорно будут появляться особи более раннеспелые, чем F_1, и это действительно было доказано в целом ряде случаев (в свое время Мендель, Кибл и Пелью на горохе, в последнее время Бучинский на табаке, Шнейдерман на пшенице, Вавилов на льне, японские и индийские исследователи на рисе и т. д.).

Таким образом явление расщепления гибридов F_2 в последующих поколениях, несомненно, будет иметь место, и это акад. Лысенко в своих «Теоретических основах яровизации» не отрицал. Так, на стр. 143 (изд. 1935 г.) он говорит: «В дальнейшем (речь идет о получении дальнейших поколений из F_1.— Х. К.) наследственная основа для развития последующих поколений будет все более обедняться (благодаря расщеплению) (разрядка наша.— Х. К.) в сравнении с наследственной основой F_1». В подтверждение этого приводится табл. 8, в которой это расщепление представлено весьма наглядно.

Не отрицает акад. Лысенко явления расщепления и теперь, но объясняет его не генетическими факторами, а исключительно влиянием внешних условий, факторами питания, освещения, температуры, в которых находятся растения, производящие семена, и растения, выращенные из этих семян.

Наше представление об известном генетическом сходстве половых клеток растения с исходной оплодотворенной зиготой, из которой оно развилось, а также об известных различиях базируется на экспериментально доказанном механизме размножения соматических клеток путем эквационного кариокинеза и механизма гаметогенеза, в основе которого лежит редукционное деление. Акад. Лысенко, отрицая генетическую концепцию сходства и несходства потомства с родителями, отрицая генетическое объяснение расщепления, ничего взамен этого предложить не может, за исключением общего рассуждения, которого никто отрицать не собирается, о том, что «живой организм сам строит себя из пищи... и что одинаковые в своем исходном пункте два организма..., развиваясь в разных условиях, питаясь относительно разной пищей, обязательно будут разными как по внешнему виду, так и по величине и качеству». Чтобы не быть голословным, говоря, что это утверждение, взятое само по себе, не содержит ничего, что вызвало бы возражение со стороны генетиков, приведем цитату из того же учебника Синнота и Денна (стр. 183): «Так как все вещества, из которых оборудован организм, обеспечивающие источники энергии для жизнедеятельности, воспринимаются из внешнего мира, то очевидно, что, в конечном счете, упомянутое выше появление нового признака может зависеть от некоего незаметного изменения в среде».

Таким образом по вопросу об условности доминирования, о зависимости проявления генотипа от условий развития организма, о влиянии внешних факторов на генотипическую изменчивость, об эволюции генов мы не можем обнаружить сколько-нибудь существенных разногласий между генетиками и акад. Лысенко.

Но в последней своей статье, в № 10 журнала «Социалистическая реконструкция сельского хозяйства», акад. Лысенко пытается свести на-нет самую хромосомную теорию наследственности, отрицая вообще существование материальных носителей наследственности. Так, он утверждает: «Нельзя представить в растении, а также и в его половых клетках, разнообразнейшие свойства и возможности развивающегося организма в виде каких-то отдельных различимых частичек наследственности». Это положение несколькими строками ниже по сути отвергает сам акад. Лысенко, заявляя: «Развитие будущего организма всегда относительно обусловлено начальным исходным живым веществом. При половом размножении начальным исходным является половая клетка». А чем обусловливается специфичность оплодотворенной зиготы, как не образующими ее гаметами, их генотипами, если хотите, «их частичками наследственности» (выражение, которое так не любит акад. Лысенко). Последнее с логической неизбежностью вытекает из второй цитаты. Ну, а как же быть тогда с первой? Ее надо отбросить, она голословна и вредна. Когда мы говорим о значении генотипа в обусловливании типа развития растения или животного, мы понимаем под этим лишь возможность при данных конкретных условиях развиться определенным образом. В иных условиях развитие будет иным, но это не снижает роли генотипа в определении развития, а показывает лишь большие потенциальные возможности генотипа, которые в сочетании с различными условиями среды конкретизируются по-разному. Это положение в последние годы прекрасно разработано акад. Мейстером. Акад. Лысенко же в вышеприведенной цитате как раз именно оценку генотипа, как комплекса возможностей, берет под обстрел, больше того, отрицает самую хромосомную теорию наследственности, самое существование наследственного вещества («...в половых клетках нет того специфического вещества, которое генетики называют веществом наследственности»). При этом акад. Лысенко нисколько не смущается, что хромосомная теория создана, базируется и проверена в тысячах экспериментальных работ.

Отрицание объективного существования генов, естественно, привело акад. Лысенко к отрицанию гетерозиготности гибридов («реально в виде вещества существует лишь то, что развилось»), к утверждению того, что из гетерозиготного по красной и белой окраске цветка гороха при известных обстоятельствах можно получить только одноцветное потомство. Все дело в том, что понимать под

«этими обстоятельствами». Если почву, где высеяны все семена от гибридного растения, удобрить, например, какой-нибудь краской (это применяется иногда в цветоводстве), то, может быть, удастся получить новую, более или менее однообразную окраску цветов всех растений, или, если какими-нибудь приемами химической или физической обработки удастся погубить носителей нежелательной окраски, то и здесь может быть получено однообразное по окраске цветов F_2. Наконец, можно себе представить, что будут найдены реагенты для создания из генетически разных по своей природе семян одноцветных растений, но в таком случае для разных генотипов скорее всего понадобятся разные реагенты. Но разве все эти случаи меняют сколько-нибудь генетическую трактовку явлений гетерозиготности и генетической неоднородности F_2? Как можно утверждать, что в гетерозиготных особях нет рецессивных задатков в скрытом виде, если имеются сотни примеров математического совпадения появления в F_2 гомозиготных рецессивов от скрещивания между собой гетерозиготных F_1 с теоретически ожидаемым. Как вы объясните, что черная корова ярославской породы от такого же быка принесла двуяйцевую двойню: один телок оказался, как и родители, черным, другой — красным. Здесь и условия эмбрионального питания одинаковы и вообще все условия для развития плода одинаковы, а телята оказались разномастными. Или вот другой пример: Робертс и Лейбл, скрестив матку красной породы дюрок-джерси с боровом той же породы, покрыли ее спустя 12 часов вновь боровом такого же веса, как и первый, но другой, польско-китайской породы. Полученный помет оказался по масти из двух групп (6 и 4 головы) в зависимости от того, сперматозоидами какого борова оказались оплодотворенными те или иные яйца. И не только по масти, но и по весу при рождении и последующему развитию обе группы поросят оказались резко отличными друг от друга. При этом, само собою разумеется, что как условия эмбрионального развития, так и в постэмбриональном периоде условия содержания и питания всех поросят были одинаковыми.

Акад. Лысенко в той же статье ([4]) заявляет: «Если при плохих условиях разовьется узкий лист, то в этом узком листе никто не будет разыскивать в скрытом состоянии широкого листа, хотя каждый знает, что широкий лист из бывшей группы клеток мог бы развиться так же, как мог развиться и полуширокий лист, узкий и т. д.

В этом уже готовом развившемся листе искать в скрытом состоянии в виде кусочков или органических молекул других бывших возможностей развития иных листьев — нереально. Реально в виде вещества существует лишь то, что развилось».

В последнем утверждении акад. Лысенко уже отвергает реальность существования в скрытом состоянии рецессивных генов. Не

говоря уже о том, что существуют тысячи доказательств реального наличия рецессивных генов путем получения расщепления в потомстве от гетерозиготных родителей и что в последнее время неидентичность хромосом у гетерозиготных по хромосомным аберрациям дрозофил и кукурузы стали различать под микроскопом, укажем, что имеются экспериментальные работы, доказывающие наличие у заведомо гетерозиготных растений неидентичных генетических факторов в аллеломорфных хромосомах в клетках соматических тканей. Так, совсем недавно, в октябре 1936 г., появилась работа Коллинса (5), в которой автор исследует мутацию «колючие листья» у ананаса. Эта рецессивная мутация, довольно часто встречающаяся у ананасов, способна при вегетативном размножении образовывать химеры, если в каком-нибудь месте гетерозиготного по этому признаку растения произойдет соматическая мутация от доминантного аллеломорфа,— нормальные листья к колючим, обусловливая тем самым создание гомозиготных по признаку «колючие листья» частей растения. Если же подобные соматические мутации происходят у гомозиготных по нормальным листьям растений, то химеры могут появиться в исключительно редких случаях, так как слишком мала вероятность, чтобы подобные мутации произошли одновременно в обеих гомологических хромосомах; мутации же в одной хромосоме, поскольку они рецессивные, остаются не проявленными.

И действительно, результаты исследования Коллинса показали, что из 3327 гетерозиготных растений 174 (4.97%) оказались, вследствие соматических мутаций, химерными, тогда как среди 867 растений гомозиготного клона не было ни одного химерного растения. Допустив одинаковую частоту соматических мутаций в направлении рецессивной колючести у гомо- и гетерозиготных растений, придется признать, что отсутствие появления химер у первых и наличие у вторых обусловливаются лишь существованием исходных различий между гомо- и гетерозиготными растениями в хромосомных аппаратах их соматических, в данном случае, органов. А именно, придется согласиться с общепринятой генетической трактовкой, что гетерозиготные растения, фенотипически неотличимые вначале от гомозиготных, должны и в своих соматических клетках иметь в скрытом виде задатки «колючести», как реально существующие.

С позиций хромосомной теории наследственности все эти случаи, а также и им аналогичные, легко не только объяснить, но и доказать предсказанием математического соотношения признаков в потомстве от таких скрещиваний. Отвергая хромосомную теорию наследственности, акад. Лысенко не только предсказать, но и объяснить подобные явления математически точного расщепления не в состоянии.

Ошибки акад. Лысенко в вопросе о гетерозиготности и расщеплении базируются, повидимому, на забвении им механизма гамето-

генеза, на отождествлении его с соматогенезом. Так, он говорит: «Любая клетка организма, которая способна развивать половые клетки, в данном случае может конкретно развить только одну (?) из двух или многих возможных» (4). В том-то и суть, что, как правило, клетки, из которых образуются гаметы (сперматогонии, овогонии, материнские клетки пыльцы и т. п.), производят не одну, а 2—4 гаметы, и в случае, если растение гибридное, гетерозиготное, то полученные гаметы будут генетически различными. Такой ход гаметогенеза цитологически и генетически доказан на десятках объектов. Допущение акад. Лысенко, что разнообразие половых клеток обусловливается только различиями в условиях питания рядом лежащих гаметообразующих клеток, является каким-то недоразумением. Именно поэтому, несмотря на все старания объяснить расщепления в F_2 без участия генов, акад. Лысенко никак не может раскрыть природу точных числовых закономерностей в расщеплении.

В отношении инбридинга и приемов селекции нам кажется, что рекомендуемое акад. Лысенко изредка перекрестное опыление внутри сортов самоопылителей не должно встретить возражений. Животноводы, судя по октябрьской сессии секции животноводов ВАСХНИЛ по вопросам свиноводства, как будто бы находят, наконец, общий язык в этом вопросе, в смысле выявления случаев целесообразности и в пределах допустимости инбридинга. При этом исходной теоретической позицией является необходимость, в случае применения инбридинга, добиваться получения генетического сходства с желательной линией, а не гомозиготизации стада.

В отношении растений-самоопылителей, если действительно согласиться, что наши чистые сорта не всегда являются гомозиготными по всем абсолютно признакам (в том числе, конечно, и физиологическим, не легко заметным для человека), тезис акад. Лысенко, что длительный инцухт может привести к обеднению генотипа, следует принять. Рекомендуемое им на этом основании перекрестное опыление внутри даже хорошо зарекомендовавшего себя чистого сорта, при котором в лучшей мере сохраняются гомо- и гетерозиготные конституции сорта в том состоянии, в каком он был выведен и принят в производство, следует поддержать. При испытании этого метода в производстве с целью выявления его эффективности акад. Лысенко должен безусловно встретить широкую поддержку как со стороны ученых, так и со стороны общественности.

Однако при этом никак не следует забывать, что этим приемом не ставится задача генетического совершенствования сорта, а желают лишь сохранить сорт от обеднения, от вырождения. Для создания новых сортов и совершенствования старых гибридизация и инбридинг

не снимают друг друга, а взаимно дополняют. Гибридизация необходима для обогащения сорта, для создания наилучших комбинаций, инбридинг же закрепляет необходимые нам комбинации, давая возможность скорейшего получения константности необходимых нам форм. Само собой разумеется, что жесткая браковка всегда должна при этом сопутствовать инбридингу. Прекрасным в этом отношении примером из области животноводства являются блестящие успехи покойного акад. М. Ф. Иванова в создании новой породы свиней — белой степной украинской. На базе метизации местных свиней с белой английской, применяя тесный инбридинг на выдающегося борова второй генерации поглотительного скрещивания и тщательную браковку, создана порода, которая в сравнении с белой английской имеет лучшую плодовитость, меньшую яловость, лучший прирост молодняка, больший вес животных во взрослом состоянии и, что особенно важно в условиях степной Украины,— большую выносливость и приспособленность к местным условиям.

Между прочим, акад. Лысенко и его последователи по нападкам на генетику в области животноводства почему-то считают, что работы акад. М. Ф. Иванова целиком поддерживают их антигенетические позиции. Между тем это далеко не так. Акад. М. Ф. Иванов не только не отрицал хромосомной теории наследственности, но в своей практической работе по выведению, например асканийского рамбулье, открыл в своем стаде чрезвычайно ценные мутации по хозяйственно-полезным качествам (живой вес, длина шерсти, густота шерсти) и использовал их в максимальной степени. Борясь с формалистическими упрощениями в генетике, уделяя большое внимание массовому отбору по фенотипу, акад. М. Ф. Иванов, однако, широко применял испытание наследственных задатков баранов по качеству потомства. На выявленных таким образом лучших по генотипу баранах акад. М. Ф. Иванов вел весьма тесный инбридинг (отец × дочери), не опасаясь получения известной гомозиготности генотипа. Как один из приемов своей работы, М. Ф. Иванов практиковал: «закрепление лучших генотипов, т. е. образование более или менее гомозиготных групп определенных генотипов и их размножение» (6). Наконец, утверждение акад. Иванова: «Получение во всем стаде одного генотипа и большой гомозиготности нежелательно, так как при этих условиях стадо быстро законсервировалось бы на определенном уровне и дальше не могло бы прогрессировать без внесения в стадо новых более продуктивных генотипов. Я стремлюсь к получению в стаде более или менее однородных генотипов, но не вполне гомозиготных, что дает возможность создавать новые комбинации и использовать появляющийся при этом гетерозис» (в том же номере журнала «Проблемы животноводства»), опять-таки не только не противоречит совре-

менной генетике, но целиком базируется на ней. Наконец, в своем посмертном докладе на 2-й сессии ВАСХНИЛ в октябре 1935 г. акад. М. Ф. Иванов писал: «Я в значительной мере пользовался зоотехническими методами. В чем заключается их сущность? Основы моей работы, во всяком случае, базируются на генетических данных и положениях» (7).

Таким образом попытки использовать авторитет акад. М. Ф. Иванова для разрушения основ современной генетики следует также считать ни на чем не основанными.

Рассмотрим, наконец, насколько соответствует истине обвинение генетики в противопоставлении себя дарвинизму. Отрицательное отношение к дарвинизму целого ряда генетиков на заре развития генетической науки (Лотси, Бетсон, Иогансен и др.) сейчас является исторически уже пройденным этапом и о нем вообще говорить не стоит. В последние же годы генетика, наоборот, обогатила себя весьма крупными работами в области объяснений механизма эволюции видообразований, изменения наследственных факторов (Меллер, Морган, Йоллос, Холден, Райт, Кольцов, Дубинин, Мейстер, Вавилов, Навашин и много других).

Доказательства влияния внешней среды на наследственные субстанции, на генотип (при этом все больше открывается новых реагентов со специфическим действием на генные изменения), обоснование и развитие роли в эволюции генетико-автоматических процессов в популяции, экспериментальные доказательства роли хромосомных аберраций в видообразовании, разработка и генетическое обоснование роли экологических факторов в эволюции, — вот далеко не полный перечень вопросов и методов, которыми генетика уже помогла и помогает раскрытию самого механизма эволюционного процесса и видообразования, который во многом был неясен самому Дарвину.

Конечно, приходится сожалеть, что в разрешени механизма эволюции до сих пор еще не перекинут мост между генетиками и эволюционистами-морфологами и механиками развития, но уже одно то, что связи в этом отношении все более укрепляются, в частности феногенетика все более приобретает права гражданства, говорит о том, что путь взят правильный, что перспектива движения более или менее ясна.

Современная генетика, базирующаяся на материалистических позициях, таким образом, не противопоставляет себя дарвинизму, а, наоборот, подкрепляет дарвиновское объяснение эволюции видов раскрытием его тончайшего механизма. Даже генетики буржуазных стран — Синнот и Денн — вот какими словами заканчивают свой учебник (стр. 347, 3-е изд.): «Выводы генетических исследований ни

в коей мере не противоречат основным положениям теории естественного отбора, но уясняют некоторые ее частности. Большинство генетиков считают, что дарвиновское объяснение эволюции, измененное в некоторых мелочах в свете наших современных знаний, является наиболее удовлетворительным из всех когда-либо предлагавшихся, хотя еще и нуждается в дальнейшей разработке».

* * *

Обобщим кратко все наши замечания.

1. По целому ряду вопросов (условность и зависимость доминирования и вообще проявления генотипа от внешней среды, получение при длительном инбридинге гомозиготных форм, которые зачастую в хозяйственном отношении являются менее ценными особями, необходимость приближения генетики к задачам социалистического животноводства и растениеводства) между позицией акад. Лысенко и современной генетикой разногласий по существу нет и быть не может. Перед генетикой и физиологией стоит задача систематического изучения различных условий, в которых видоизменяется проявление генотипа, чтобы подбором этих условий добиться наилучшей эффективности в использовании сорта растений или породы животных.

2. Отрицание акад. Лысенко хромосомной теории наследственности, существование материальных носителей наследственных свойств и признание всемогущественности внешней среды, будучи логически развитым до конца, может принести существенный вред семеноводству и племенному делу в животноводстве. Если не существует наследственных задатков, то к чему строить такие сложные приемы оценки суммарного генотипа животных, как испытание производителей по потомству, к чему вообще вести племенной подбор, если одним только подбором условий существования можно добиться всего, что угодно. До этого акад. Лысенко, правда, еще не дошел, поскольку он утверждает, что «развитие будущего организма всегда относительно обусловлено начальным исходным живым веществом... оплодотворенной половой клеткой». Но мы уже показали, что эта вполне приемлемая и для генетиков формулировка у акад. Лысенко не находится в соответствии со многими другими положениями, отрицающими бытие генов.

3. То, что в работах акад. Лысенко является бесспорно ценным вкладом в науку: разработанная им теория стадийного развития растений и на этой основе принцип сознательного подбора родительских пар при создании желательных нам сортов, следует всемерно поддерживать и углублять дальше.

4. Вопрос о практической целесообразности перекрестного опыле-

ния внутри чистых сортов должен быть окончательно решен после массовой проверки этого мероприятия в производстве Принципиально, как мы уже показали, здесь нет ничего такого, что коренным образом расходилось бы с основными понятиями о фенотипическом проявлении действия генов, о генетической сущности гетерозиса.

5. К настойчивым требованиям акад. Лысенко и широкой массы селекционеров, чтобы генетика еще больше повернулась лицом к селекционной практике, к вопросам племенного дела и окончательно очистилась от остатков формалистического и виталистического хлама, многим нашим генетикам следует прислушаться и сделать для себя соответствующие выводы. Известный разрыв, все еще существующий между генетической теорией и селекционной практикой, должен быть изжит окончательно, и чем скорее, тем лучше.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
22.III. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Синнот и Деня, Курс генетики, изд. 3-е, Биомедгиз, 1934 (учебник).
[2] Дюрст, Основы разведения крупного рогатого скота, Сельхозгиз, стр. 392, 1936.
[3] Жебрак А., Социалистическая реконструкция сельского хозяйства, 8, 1936.
[4] Лысенко Т. Д., Социалистическая реконструкция сельского хозяйства, 10, 1936.
[5] Collins, The American Naturalist, v. 70, p. 467—476, 1936.
[6] Иванов М. Ф., Проблемы животноводства, 6, 1934.
[7] Иванов М. Ф., Сб. Вопросы животноводства. Материалы 2-й сессии ВАСХНИЛ. Труды ВАСХНИЛ, вып. 9, 1936.

H. F. KUSHNER. SOME DISPUTABLE QUESTIONS AND MISCONCEPTIONS IN GENETICS

SUMMARY

In the article we discussed several sides in the discussion on the genetic questions raised by academician Lysenko. It has been shown that in a series of questions (the relation and dependence of dominance and the manifestation of the genotype on external conditions, etc.) acad. Lysenko and modern geneticists are not essentially at variance with each other. The theory worked out by acad. Lysenko on the stages of development in plants and the principles of conscious selection of pairs of parents is of great use in science and practice and it is necessary to investigate these problems very thoroughly.

The proposed method of acad. Lysenko of intravarietal cross pollination among self-pollinating varieties, with the aim of enriching the genotypes and increasing the yield require attention and large scale practical tests. The denial by acad. Lysenko of the basic modern chromosome theory of inheritance is entirely unfounded and should be rejected.

The accusation that modern geneticists oppose the evolutionary teachings of Darwin, thus, cannot be considered to have any foundation.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. А. ПРОКОФЬЕВА-БЕЛЬГОВСКАЯ

ИНЕРТНЫЕ РАЙОНЫ НА ДИСТАЛЬНЫХ КОНЦАХ ХРОМОСОМ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

(*Представлено академиком УАН* А. А. Сапегиным)

Цитологическое исследование поведения левого конца X-хромосомы у нормальных самок, самок $\widehat{XXY}$ и самок линии w^{m5} обнаруживает конъюгацию дисков 1A 1, 2, 3 (левый конец X-хромосомы) с хромоцентральными районами. Из этого следует, что дистальный конец X-хромосомы образован очень небольшим инертным районом. На существование инертных районов на дистальных концах других хромосом (также и Y-хромосомы) указывает часто наблюдаемый факт соединения свободных концов хромосом.

Исследуя строение IV хромосомы *Drosophila melanogaster* в слюнных железах, Бриджес (Bridges, 1935) обнаружил небольшой инертный район не только на ее проксимальном конце около нити веретена, но и на дистальном конце. Это позволило ему высказать предположение о наличии на дистальном конце IV хромосомы дополнительной точки прикрепления нити веретена. Наличие инертных районов на обоих концах IV хромосомы обусловливает притяжение обоих ее концов к хромоцентру. Описанное строение IV хромосомы не нашло себе аналогии в строении других хромосом и заставило выделить ее в морфологическом отношении из общего комплекса хромосом *D. melanogaster*, имеющих инертные районы лишь на проксимальных концах.

Исследования тонкого строения инертных районов хромосом, проведенные рядом исследователей за истекшие полгода (Bauer, 1936; Фролова, 1936; Тиняков, 1936; Прокофьева-Бельговская, 1937 и др.), значительно продвинули нас вперед в понимании цитологической структуры инертных районов и позволили автору получить данные, говорящие в пользу существования инертных районов не только на дистальном конце IV хромосомы, но и на дистальном конце X-хромосомы и двуплечих аутосом.

1. Исследование

Материалом для исследования служили слюнные железы личинок нормальных мух, самок $\widehat{XXY}$ и мух линии w^{m5}, окрашенные ацетокармином (по Пайнтеру, с некоторыми усовершенствованиями, по Бриджесу).

В ядрах клеток слюнных желез личинок w^{m5} левый конец Х-хромосомы представлен небольшим элементом, обломанным в районе локуса w, имеющим нить веретена IV хромосомы. В ряде ядер левый

Фиг. 1. Левый конец Х-хромосомы, линии w^{m5}

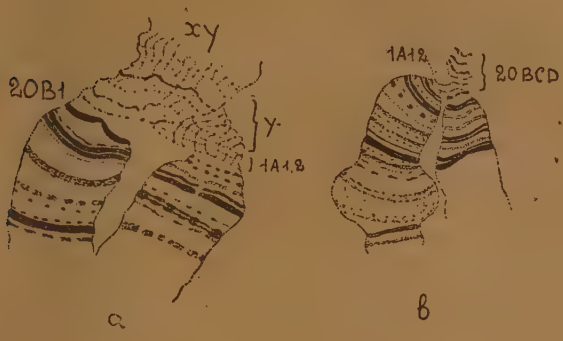
Фиг. 2. Левый конец Х-хромосомы линии w^{m5}, соединенный с хромоцентром обоими концами

конец этого элемента имеет типичную структуру района 1-го (по Бриджесу), правый же его конец в районе локуса w соединяется с хромоцентром (фиг. 1).

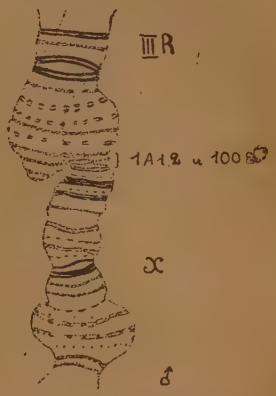
Однако описанное строение левого конца Х-хромосомы линии w^{m5} встречается далеко не всегда. Значительно чаще в исследованной мною линии левый конец Х-хромосомы соединялся с хромоцентром обоими своими концами, образуя фигуру «С», описанную Бриджесом для IV хромосомы (фиг. 2). Исследование большого числа случаев обнаружило, что в этом соединении с хромоцентром всегда принимают участие одни и те же диски, именно диски 1, 2 и, иногда, 3 района 1А. Конъюгация этих дисков с дисками хромоцентральных районов хромосом происходит, насколько я могла проследить, подобно конъюгации гомологичных локусов, как в инертных, так и в активных частях хромосом, т. е. сторона к стороне В ряде слу-

чаев наблюдалась конъюгация описываемых дисков с районом 20D 3, 4 (инертный район X-хромосомы).

Исследование ядер в клетках слюнных желез личинок самок $\widehat{XXY}$ обнаружило у них (хотя очень редко) кольцеобразное строение X-хромосомы. Ближайший цитологический анализ этих случаев показал, что здесь мы имеем дело с конъюгацией сторона к стороне районов, расположенных на самом дистальном конце X-хромосомы (район 1A 1, 2) и Y-хромосомы (фиг. 3).

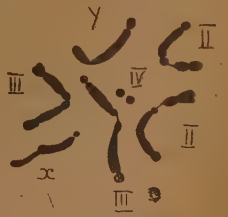


Фиг. 3. Конъюгация инертных районов правого и левого конца X-хромосомы: *а* — у нормальных самок, *b* — у самок $\widehat{XXY}$



Фиг. 4. Соединение левого конца X-хромосомы (sc^4) с дистальным концом IIIR

У *D. melanogaster* можно довольно часто наблюдать соединение между собою дистальных точек любых хромосом. К сожалению, исключительная тонкость наиболее дистальных дисков аутосом не позволяет точно выяснить характер этого соединения, и хромосомы кажутся просто соединенными конец к концу (фиг. 4).



Фиг. 5. Метафаза из клетки нервного ганглия личинки (фиксировано хром-формолом «5.5»)

Наличие небольшого гетеропикнотического участка на самом дистальном конце X-хромосомы было обнаружено мною ранее (Прокофьева, 1935) при исследовании метафатических пластинок в нервных ганглиях личинок *D. melanogaster*, окрашенных гематоксилином после фиксации их хром-формолом состава «5.5». Я привожу здесь два рисунка (фиг. 5) из моей работы 1935 г., на которых, во-первых, довольно отчетливо видно расчленение X-хромосомы на резко красящуюся инертную проксимальную и слабо окрашенную дистальную часть, а во-вторых, виден небольшой гетеропикнотический участок, расположенный на самом конце дистальной части X-хромосомы.

2. Обсуждение и выводы

Соединение свободных концов хромосом в ядрах клеток слюнных желез между собою впервые было исследовано и описано Бауэром у хирономуса, а также у некоторых видов *Drosophila* (Bauer, 1936). Бауэр объясняет соединение свободных концов хромосом «неспецифическим сродством терминальных хромомер».

Проведенное цитологическое исследование соединений свободного конца X-хромосомы с инертными районами хромосом (в хромоцентре), с дистальным концом Y-хромосомы и со свободными концами аутосом, а также и дистальных концов аутосом между собою, обнаружило присутствие инертных районов и на свободном конце X-хромосомы и, повидимому, на дистальных концах аутосом.

Я употребляю термин «инертный район» лишь в его цитологическом значении. Цитологические особенности инертных районов дистальных концов хромосом *D. melanogaster* те же, что и описанные мною для инертных районов проксимальных концов (Прокофьева, 1937), т. е. они обнаруживают тенденцию конъюгировать как между собою, так и с хромоцентральными районами хромосом, вызывая нарушение правильного дискоидального строения участков хромосом, где они расположены. Конъюгацию инертных районов между собою я склонна объяснить присутствием в этих районах гомологичных локусов, окончательное доказательство чего может дать только генетический эксперимент.

Инертные районы дистальных концов хромосом очень малы, поэтому в нормальном ядре притяжение их к хромоцентру слишком слабо и недостаточно для образования из длинных хромосом кольцеобразных структур. Чаще мы наблюдаем соединение лишь свободных концов хромосом между собою, являющееся, повидимому, следствием взаимного притяжения гомологичных локусов их инертных районов. В случае же приближения свободного конца к хромоцентру, например левого конца X-хромосомы линии w^{m5}, силы притяжения между хромоцентральными районами и небольшим инертным районом свободного конца хромосомы, в данном случае районом 1A 1, 2, 3, оказываются достаточно велики, чтобы притянуть дистальный конец к хромоцентру и превратить левый конец X-хромосомы в маленькую кольцеобразную хромосому.

Объяснить любое притяжение частей хромосом между собою «неспецифическим притяжением», по-моему, значит ровно ничего не объяснить. В ядрах клеток слюнных желез мы имеем дело прежде всего с определенными структурами: хромонемами и хромиолями, связанными с локусами генов, и притяжение этих структур между собою во всех случаях определяется «спецификой» их строения.

Автор выражает свою искреннюю благодарность проф. Г. Г. Меллеру за его помощь в работе.

Институт генетики.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
15.III. 1937

ЛИТЕРАТУРА

[1] Bauer Hans, Structure and Arrangement of Salivary Gland Chromosomes in *Drosophila* Species, Proc. Nat. Ac. Sc., v. 22, №4, 1936.
[2] Bridges C. B., Cytological Data of Chromosome four of *Drosophila melanogaster*. Труды по динамике развития, т. X, 1935.
[3] Фролова С. Л., Структура ядер в слюнных железах некоторых видов *Drosophila*, Биологич. журн., т. X, № 2.
[4] Painter T. S., New Method for the Study of Chromosome Rearrangements and the Plotting of Chromosome Map, Science, 78:585—586, 1933.
[5] Prokofyeva A., Morphologische Structur der Chromosomen von *Drosophila melanogaster*, Zeit. Zellf. u. Mikr. Anat., Bd. 22, H. 2, 1935.
[6] Prokofyeva-Belgovskaya, The Structur of the Chromocenter Cytologia, v. 6, № 4, 1935.
[7] Прокофьева-Бельговская А. А., К вопросу о строении хромосом в слюнных железах *Drosophila melanogaster*, Известия Биол. ассоц. Акад. Наук СССР (в печати), 1937.
[8] Тиняков Г. Г., Об инертных частях и общей морфологии хромосом слюнных желез *Drosophila*, Биологич. журн., т. 5, № 5, 1936.

A. A. PROKOFYEVA-BELGOVSKAYA. INERT REGIONS IN THE DISTAL ENDS OF CHROMOSOMES OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

SUMMARY

Fusion of the free ends of the chromosomes in the nuclei: of the salivary gland cells was first observed and described by Bauer (1936) in *Chironomus* and in some *Drosophila* species. Bauer thinks that this fusion is a result of «a non-specific mutual affinity of the terminal chromomeres».

Our cytological study of the fusion of the free end of the X-chromosome with the inert regions of other chromosomes (in the chromocenter) and with the distal end of the Y-chromosome, as well as of the fusion of the free ends of autosomes with one another, indicates that an inert region is present also in the free end of the X and, probably, in the distal ends of the autosomes as well.

I am using here the term «inert region» only in its cytological meaning. The cytological peculiarities of the distal ends of chromosomes of *Drosophila melanogaster* are similar to those previously described for the inert regions of the proximal ends (Prokofyeva, 1937). They show a tendency to conjugate with one another as well as with the chromocentral regions of all the chromosomes, resulting in a disturbance of the distinct discoidal structure of the corresponding regions.

I am inclined to explain the conjugation of the inert regions of different chromosomes by the homology of some genes located in these regions, but only by a genetical experiment one can test this assumption quite definitely.

The inert regions of the distal ends of chromosomes are very small and therefore in a normal nucleus their attraction to the chromocenter is too weak to bend the long chromosomes into circles. More often we can see a fusion of the free ends of chromosomes with one another which is probably due to the mutual attraction of homologous genes of the distal inert regions of these chromosomes. But when the free end of a chromosome is brought nearer to the chromocenter, as for example in the case of the left end of the X-chromosome in w^{m5}, the forces of attraction acting between the chromocentral regions of chromosomes and the small inert regions of the free ends, in our case of the region 1A 1, 2, 3 of the X, prove to be sufficient for attracting the given distal end to the chromocenter and forming a small ring-shaped chromosome. In our case this happens to the left end of the X.

I should think that the explanation of the observed attraction of any chromosome regions to one another by a «non-specific affinity» is not an explanation at all. In the nuclei of the salivary gland cells we are dealing with definite structures,—chromonemata and chromioles somehow connected with gene loci, and the attraction of these particles to one another is always determined specifically by their structures.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

И. Я. СЫРОВАТСКИЙ

МИГРАЦИОННЫЕ ПУТИ ЧЕРНОМОРСКОЙ СКУМБРИИ

Автор изучает пути передвижений черноморской скумбрии на основании размеров уловов скумбрии разных возрастов за ряд лет в разных частях Черного и других морей и связывает эти миграции с течениями.

Черноморская скумбрия (*Scomber scombrus* L.), как свидетельствует ряд русских и иностранных авторов (Зернов, Максимов, Нечаев, Деведжан, Эренбаум и др.), зимует в Мраморном море и соседних с ним водоемах. Что касается Черного моря, то было распространено мнение, что скумбрия в нем в зимнее время совершенно не встречается. Однако наши исследования последних лет установили с несомненностью нахождения скумбрии в Черном море и в течение зимнего периода, с декабря по март. Так, в официальных статистических данных Грузрыбы за 1930 г. значатся уловы скумбрии в Батумском районе в декабре и январе. В 1935 г. была поймана скумбрия в Сухумской бухте 5 марта. По словам сухумских рыбаков, всю зиму 1932/33 г. в мышеловки попадалась скумбрия единичными экземплярами. Зимой 1934 г. отмечены случаи улова скумбрии в Сухуми в феврале. Так, 10 февраля поймано около 10 экземпляров скипостью Одесского Рыбаксоюза, а 21-го того же месяца—21 шт. скипостью Одессрыбы. Таким образом, это свидетельствует о том, что скумбрия остается на зимовку частично и в Черном море. Кроме скумбрии, остающейся в небольшом количестве в Черном море, прочая масса уходит через Босфор в Мраморное море и далее.

Насколько далеко скумбрия проникает в сторону Средиземного моря, вопрос остается открытым. По этому поводу мы находим лишь голое замечание у турецкого ихтиолога Деведжана (1) о том, что скумбрия, возвращаясь из Черного моря, частично доходит до Средиземного моря. Проф. Эренбаум (2) считает, что черноморская скумбрия по многим признакам сходна со скумбрией восточной части Средиземного моря и значительно разнится от таковой его западной части. Однако до сих пор не установлено, составляет ли черноморская скумбрия одну расу с восточно-средиземноморской или пред-

ставляет самостоятельную расу. Вероятнее предположить второе, по следующим соображениям. Насколько известно из литературы, промысловое значение скумбрии по направлению к Эгейскому морю постепенно падает. Ninni (3) утверждает, что скумбрия только в незначительной части выходит из Дарданелл в Эгейское море: «9/10 остается в Мраморном море и Босфоре, где и мечет икру».

Во-вторых, восточно-средиземноморская скумбрия обитает в водах Средиземного моря в течение круглого года, совершая с января до мая икрометание и служа предметом промысла в летнее время, т. е. как раз в тот период, когда черноморская скумбрия находится в северо-западном углу Черного моря. Так, например, в Тирренском море разгар лова скумбрии приходится на май — сентябрь, в верхней части Адриатического моря лов — с мая до осени, в Далмации — тоже с весны до осени и т. д. На зимнее время скумбрия здесь отходит от берегов и опускается на глубины. «Вследствие этого можно думать, что скумбрия здесь совершает миграции в ограниченных пределах» (M. Sella и O. Ciacchi) (4). Если к этому добавить, что черноморская скумбрия приспособилась к особым условиям жизни в слабосоленом Черном море, можно считать, что она представляет собой самостоятельную расу, отличную от средиземноморской, которая не принимает участия в миграциях в Черном море. Биологические особенности средиземноморской скумбрии и дали, повидимому, право упомянутым выше авторам M. Sella и Ciacchi (4) выделить ее в отдельную расу *Sc. scomber mediterranea.*

По указанию Деведжана (1), скумбрия начинает свой ход из Черного моря и появляется в Босфоре в день св. Димитрия (конец октября); после нереста она возвращается в Черное море, начиная с апреля.

В работе Деведжана приводятся статистические сведения об уловах в Турции за ряд лет, с распределением уловов по месяцам. Эти сведения даны в табл. 1.

Таблица 1

Средние месячные уловы скумбрии в Турции за 1915 и 1921—1923 гг. (в килограммах)

Месяцы	Липари	Чируси	Месяцы	Липари	Чируси
Март	254 747	—	Сентябрь	961	—
Апрель	102 684	464 713	Октябрь	2 273	—
Май	—	183 194	Ноябрь	109 328	—
Июнь	15 040	5 783	Декабрь	353 376	—
Июль	9 400	—	Январь	383 317	—
Август	1 226	—	Февраль	292 286	—

Как видно из таблицы, после полного почти затишья в летнее и осеннее время, до октября включительно, начинается резкий подъем уловов в ноябре. В этом месяце скумбрия начинает возвращаться из Черного моря. Ход ее Босфором в дальнейшем возрастает и достигает разгара, повидимому, в зависимости от гидрометеорологических условий, в январе или декабре. При ранней и суровой зиме скумбрия раньше покидает Черное море и, наоборот, в поздно наступающую и теплую зиму задерживается в нем дольше. Если взять по Деведжану (1) уловы за ряд лет по отдельным месяцам, то будем иметь такую картину (табл. 2):

Таблица 2

Уловы скумбрии по месяцам (в центнерах)

Месяцы	1915 г.	1921 г.	1922 г.	1923 г.
Ноябрь	694.7	1973.2	1627.0	78.3
Декабрь	433.2	3622.0	9834.7	245.1
Январь	758.2	1005.1	8230.7	5338.6
Февраль	4137.2	1836.7	4893.3	824.4
Март	1029.4	1136.0	3677.4	4347.1

В 1921 и 1922 гг. наибольшей силы ход достиг в декабре; в 1923 г. он передвинулся на январь. Что касается 1915 г., то основная масса улова в этом году падает на февраль. Трудно сказать, характеризует ли цифра в 4137,2 ц запоздалый ход скумбрии из Черного моря или она является результатом лова скумбрии на местах ее зимовки.

Согласно приведенным в таблице уловам, в Турции зимний лов скумбрии совершается интенсивно. Поэтому является ошибочным утверждение Н. Загоровского (5), что «с конца февраля и в течение марта лов скумбрии возле турецкого побережья прекращается».

По Деведжану, после нереста скумбрия, начиная с апреля, возвращается в Черное море. По сообщению нашего торгпредства в Турции, весенний ход из Мраморного моря может начинаться и раньше. Так, например, в 1931 г. промысловый лов скумбрии в Босфоре начался 20 марта, а в 1932 г.— в начале апреля.

Скумбрия, выметавшая икру, носит название «чируси», что значит худой, тощий, так как она после икрометания становится весьма худой и малоценной. В Черном море скумбрия откармливается, делается жирной, и с этого времени она носит название «липари». Ход чируса из Мраморного моря в Черное называется «анаваша»; обратный же ход скумбрии, из Черного моря в Мраморное, известен под именем «катаваша».

Высшей интенсивности ход отнерестившейся скумбрии достигает в

апреле. Лов липари в этом месяце уменьшается. В мае ловится исключительно чируси.

В табл. 3 даны уловы как липари, так и чируси в Турции во время весеннего хода в Черное море.

Таблица 3

Уловы липари и чируси в Турции во время весеннего хода в Черное море (в центнерах)

Месяцы	1915 г.		1921 г.		1922 г.		1923 г.	
	Липари	Чируси	Липари	Чируси	Липари	Чируси	Липари	Чируси
Март	1029.4	—	1136.0	—	3677.4	—	4347.1	—
Апрель	—	7393.3	2154.3	3615.8	1707.4	5105.7	245.7	2473.8
Май	—	679.4	—	2815.4	—	1368.2	—	2464.7
Июнь	383.5	0.8	37.9	111.4	77.7	81.4	102.5	37.6

В июле чируси в улове уже не значится. Одновременно с чируси возвращается в Черное море и та скумбрия, которая не принимала участия в икрометании, а только зимовала в глубоких водах Мраморного моря и Босфора. Запоздавшие скумбрии возвращаются в Черное море до августа включительно [*Devedjian* (1)].

О порядке прохождения Босфором отдельных возрастных групп сведений нет, за исключением одного указания, приводимого Н. Загоровским (6). Последний пишет: «Первым представителем скумбрийных, идущих с 14 апреля в Черное море из Средиземного и Мраморного морей, являются однолетки скумбрии (*Scomber scomber* L.), известные под именем «чируса». Наши исследования возрастного состава косяков скумбрии в период появления их у украинского побережья не подтверждают высказанного Н. Загоровским положения. В состав первых косяков скумбрии входят все возрастные группы, кроме сеголетков. Кроме того, нужно отметить, что чирусами в Турции называют не однолетних скумбрий, а отнерестившихся, без разделения их на возрастные группы.

Что касается сеголетков, то они также мигрируют в Черное море, но позже скумбрии старших возрастов. По сообщению Деведжана (1): «мальки скумбрии, вылупившиеся в Мраморном море, через 1—1½ месяца достигают величины анчоуса и следуют за запоздавшими взрослыми рыбами, липариди, в Черное море». А. Нечаев (7), указывая на появление сеголетков скумбрии у болгарских берегов летом 1934 г., отмечает, что они «обыкновенно не встречаются по болгарскому побережью».

В русских водах сеголетки, называемые здесь чирусами, появляются значительно позже взрослых скумбрий, обычно во второй по-

ловине июля. Возрастный состав уловов, например, в 1932 г. подтверждает сказанное, что видно из табл. 4 [Н. Сыроватская ([15])].

Таблица 4

Возрастной состав уловов скумбрии (в процентах)

Возрастные группы	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
0	—	—	5.9	88.02	50.3
1	49.0	64.8	71.3	7.83	34.9
2	50.4	34.7	22.5	4.13	14.8
3	0.6	0.5	0.3	0.02	—
	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

Судя по статистическим данным, приведенным в табл. 1, в летние и осенние месяцы промысел скумбрии в Турции замирает, так как она перекочевывает в Черное море.

По выходе из Босфора скумбрия направляется двумя путями. Один путь лежит вдоль анатолийского побережья и далее по восточной части Черного моря; второй путь проходит по его западному побережью, вдоль берегов Болгарии и Румынии, вплоть до берегов СССР.

Вторым путем мигрируют основные массы скумбрии. На пути ее хода в Черное море расположены главные рыболовные пункты: Кара-Бурун, Сервес, Малатра, Кастрос, Ин-Адасы; последний пункт лежит почти на границе с Болгарией. По сообщению нашего торгпредства в Турции, «чирос появляется в разных местах в разное время». Так, в 1931 г. «в Ин-Адасы чирос появился только 18 апреля, в то время как в более близких к Босфору пунктах Черного моря он начал появляться еще в двадцатых числах марта».

По данным болгарского ихтиолога А. Нечаева ([8]), скумбрия в болгарских водах появляется в конце марта — начале апреля; с последнего месяца и начинается ее промысловый лов. П. Дренский ([9]) приводит следующую табличку времени первого появления скумбрии в Болгарии, в Бургасе и Варне, и температуры воды в момент ее появления.

Таблица 5

Годы	Бургас		Варна	
	Дата первого улова	Температура	Дата первого улова	Температура
1919	12 апреля	7°	21 апреля	8°
1920	10 »	8°	17 »	8°
1921	21 »	10°	27 »	9°

В зависимости, очевидно, от гидрологических условий, приход скумбрии может быть то ранним, то поздним, причем самый ход либо растягивается во времени, либо бывает стремительным. Это можно видеть из следующей таблицы месячных уловов в Болгарии ([10]) за период с 1925 по 1929 г. включительно.

Таблица 6

Месячные уловы скумбрии в Болгарии
(в центнерах)

Годы	Апрель	Май	Июнь	Июль
1925	605.0	1755.6	42.8	14.2
1926	317.1	4501.2	201.1	7.6
1927	832.5	4305.7	126.5	10.1
1928	42.9	2433.2	1529.6	1.4
1929	—	9743.1	210.6	5.4

В 1928 г. скумбрия пришла с большим запозданием, а период интенсивного лова растянулся, передвинувшись и на июнь.

В 1929 г. скумбрия в апрельских уловах отсутствует; ход ее был кратковременным, но очень интенсивным, падая почти исключительно на май. В 1927 г. ход скумбрии был более ранним.

Мы, к сожалению, не располагаем гидрометеорологическими данными для Болгарии, которые могли бы помочь нам в объяснении приведенных колебаний скумбрийного хода как во времени, так и в интенсивности. Если же считать, что характер весны в указанный период до некоторой степени был общим как для украинского, так и для болгарского побережья, то будем иметь такую картину. Сравнивая температуры воздуха за 1927 и 1929 гг. для Одессы, находим, что в первом из названных годов в апреле декадные температуры были следующие: 5.2—8.6—12.9, а в 1929 г.: 1.6—4.0—7.3. Средняя температура марта в 1927 г. равнялась +4°, тогда как в 1929 г. она была равна —2.3°. Естественно ожидать, что такая холодная весна, какая была в 1929 г., не могла не вызвать запаздывания в ходе скумбрии. С другой стороны, если сравнить температуры мая — июня 1928 и 1929 гг., можно видеть причины интенсивного хода скумбрии в 1929 г. и замедленного, растянутого в 1928 г.

Таблица 7

Температуры мая и июня

Декады	1928 г.		1929 г.	
	Май	Июнь	Май	Июнь
1-я	10.6°	15.8°	13.7°	18.3°
2-я	13.6°	17.6°	16.5°	20.3°
3-я	16.8°	19.6°	19.5°	19.7°

Как правило, разгар хода скумбрии у берегов Болгарии приходится на май, преимущественно между 1-м и 20-м его числами. После мая ход обычно резко снижается, почти прекращаясь ко второй половине июня, что видно из приводимой ниже диаграммы (стр. 732), где представлены средние месячные уловы за период с 1925 по 1929 г. включительно.

Весенний ход скумбрии у болгарских берегов выражен сильнее, чем осенний, о чем свидетельствуют уловы (см. диаграмму). В подтверждение этого приведем уловы чируса весной и скумбрии осенью для Сизопольского и Бургасского районов, по данным Н. Максимова ([11]). Так, в 1906 г. весной в Сизополе поймано 4 696 850 шт., а осенью — 1 495 590 шт. В Бургасском районе в сезон 1907—1908 гг. чируса поймано 10 100 000 шт., а скумбрий — 5 058 000 шт.; в сезон 1908—1909 гг. чируса —8 734 000 шт., скумбрии —1 247 269 шт., а в сезон 1909—1910 гг. чируса —9 369 500 шт., скумбрии — только 65 200 шт.

Совершая свой путь от болгарских берегов на север, скумбрия появляется в румынских водах в апреле или мае. Borcea I. ([12]), румынский ихтиолог, ставит время появления скумбрии в зависимость от температуры морской воды у берегов: «Когда весна ранняя, то макрели появляются у берегов раньше. Если же, наоборот, зима затягивается и таяние льда задерживается, то и появление макрели соответствующим образом запаздывает. Обычно скумбрия появляется, когда температура воды достигает 8° С». Borcea I. ([12]) приводит ряд дат первого появления скумбрии у румынских берегов, а именно: в 1927 г. — 5 апреля, в 1928 г. — 6 мая, в 1930 г. — 31 марта, в 1931 г. — 22 апреля и в 1932 г. — 28 апреля. Таким образом, колебания во времени появления скумбрии обнимают более чем месячный срок.

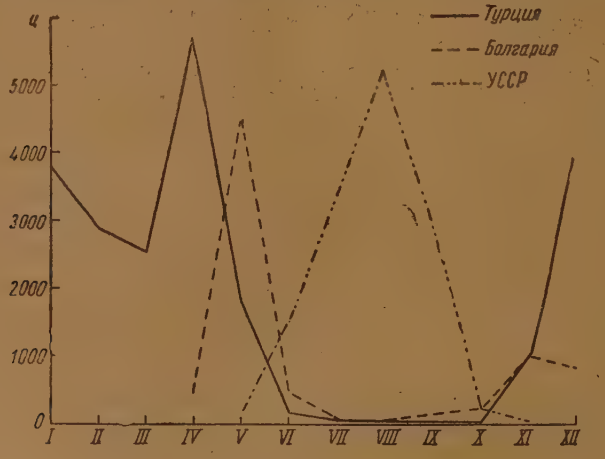
Наиболее интенсивный период лова в Румынии охватывает май и июнь (I. Borcea). К сожалению, мы не располагаем статистическими данными об уловах скумбрии в Румынии, а потому лишены возможности подробно рассматривать ход ее у румынских берегов.

Для выяснения картины миграций скумбрии представляет интерес вопрос, остается ли скумбрия в румынских водах во все время пребывания в Черном море или же находится здесь кратковременно, уходя затем на север, в воды СССР. Антипой ([12]) в свое время высказано было мнение, что «первоначально появляются макрели у румынских берегов после 10 апреля; остановившись там на несколько дней, они продолжают после этой краткой остановки свой путь к русским берегам».

I. Borcea ([12]) правильность высказанного Антипой положения оспаривает. По его мнению, скумбрия держится у берегов Румынии в течение всего сезона. Он говорит: «Не может быть никакой речи

о правильных миграциях вдоль берегов с юга на север и с севера на юг осенью. По нашему мнению, происходят просто передвижки с больших глубин по направлению к берегам и от берегов к большим глубинам». В подтверждение своего мнения I. Botcea приводит факты уловов скумбрии в течение июля, августа и сентября за ряд лет.

Мнения указанных авторов, как I. Botcea, так и Антипы, нам кажутся очень категоричными и односторонними. Тот факт, что скумбрия в украинских водах СССР вылавливается в несравненно больших количествах, чем в Румынии, и появляется позже, служит несомненным доказательством того, что основные стада скумбрии проходят мимо румынских берегов, совершая свой путь на север. Приводимый график (фиг. 1) уловов Турции, Болгарии и УССР наглядно



Фиг. 1. Уловы скумбрии в Турции, Болгарии и УССР

показывает передвижение косяков скумбрии у берегов названных государств. Поэтому прав Антипа, считая, что скумбрия мигрирует на север, в русские воды[1]. Однако факты говорят, что частично скумбрия остается и у румынских берегов. Как мы видели выше, скумбрия даже болгарские воды не оставляет совершенно и в небольшом количестве вылавливается и в летние месяцы. Тем более может она задерживаться, и в больших количествах, в румынских водах. В границах же Бессарабии, как это известно из практики неводного лова, скумбрия держится в течение всего скумбрийного сезона. Кроме того, на что указывал Деведжан (1), запоздавшие скумбрии идут из вод Турции вплоть до августа и могут быть предметом

[1] В 1933 г. было поймано несколько скумбрий у украинского побережья СССР с метками. Мечение произведено в Сизополе (Болгария).

лова в Румынии в летние месяцы. Наряду с этими косяками проходят у берегов Румынии в июле и августе сеголетки скумбрии. Все это и дало повод I. Borcea утверждать, что скумбрия не совершает правильных миграций вдоль берегов Румынии.

В водах УССР скумбрия появляется в последних числах апреля и в первых числах мая, но только в единичных экземплярах. Мы располагаем следующими данными о времени первых поимок скумбрии: 1925 г.—25 апреля, 1932 г.—2 мая, 1933 г.—30 апреля, 1934 г.—29 апреля. Обычно принималось, что скумбрия, идя в северном направлении, придерживается береговой полосы, а потому первые партии ее появляются у одесского побережья. Однако такое мнение является односторонним и есть результат недостаточной изученности биологии скумбрии. Наблюдения последних лет вносят существенное изменение в это представление. В 1932 г. впервые единичные экземпляры были пойманы у о. Тендры, в 1925 г.— на Кинбурнской косе. 1933 год представляет в этом отношении еще больший интерес: скумбрия была впервые обнаружена у Евпатории 15—18 апреля, когда скипостью было поймано 4 экз. Затем 30 апреля был пойман экземпляр у о. Тендры, а в первые дни мая — почти одновременно как на Кинбурнской косе, так и у Одессы, на Люстдорфе. Эти данные говорят о том, что скумбрия в 1933 г., идя с юга в воды СССР, в северо-западную часть Черного моря, придерживалась нескольких путей, распространяясь, так сказать, веерообразно.

Для выяснения картины миграционных путей скумбрии остановимся более подробно на причинах и условиях миграций ее в западной части Черного моря.

Основным стимулом, заставляющим скумбрию мигрировать в Черное море, является потребность в питании. Как известно, реки северо-западного угла Черного моря Днепр, Ю. Буг, Днестр и Дунай выносят в море огромное количество как органических, так и неорганических веществ. Эти выносы и обусловливают развитие в северо-западном углу обильной жизни и, в первую очередь, планктона. Исследования показали, что планктон особенно сильно развивается в летнее время, начиная с мая. По данным В. Лебедева ([13]), *Copepoda* обнаруживаются в массовых количествах уже в июне и держатся в изобилии до сентября включительно. К августу особо обильно развиваются личинки *Copepoda*, некоторые *Cladocera* и особенно низшие водоросли. Летом густота планктона бывает настолько велика, что вода приобретает специальный оттенок, отчего получает название у рыбаков «белых вод», и становится слабо прозрачной. По словам Гребницкого ([14]), такие формы, как *Acartia clausii*, *Centropages kroyeri*, *Ichtyophorbia angustata*, можно ловить, просто зачерпнув воды банкой. Этим обилием планктона, пищи пелагических рыб, и объясняется стремление в северо-западную часть многих рыб в летнее время:

анчоуса, кильки, сельди и др. Время наибольшего развития таких планктонных форм, как *Acartia clausii*, *Centrop. kroyeri* и др., служащих основной планктонной пищей скумбрии, совпадает с ловом последней. В этот же период времени, приблизительно с мая до октября, в массовых количествах распространены и такие рыбные объекты питания скумбрии, как анчоус, килька, атеринка и др. Поэтому скумбрия в северо-западной части Черного моря находит для себя наилучшие условия в смысле питания.

Тощая и маловкусная после нереста, скумбрия в черноморских водах быстро восстанавливает потерянный жир и приобретает те прекрасные вкусовые качества, за которые она так высоко ценится как у нас в СССР, так и за границей. Как возрастает ее вес в черноморских водах, можно видеть из следующих данных. Средний вес годовиков в 1932 г. в мае составлял 62.34 г, в июне — 81.8 г, в июле — 99.1 и в августе — сентябре — 108.3 г.; двухгодовики с 87.5 г в мае увеличиваются в весе до 125.3 г в сентябре [Н. И. Сыроватская ([15])].

На миграции скумбрии оказывают свое влияние течения.

Благотворное влияние течений, идущих из северо-западного угла на юг, сказывается на всем протяжении их действия, вплоть до Босфора. Эти воды действительно привлекают к себе скумбрию благодаря обилию в них пищевых веществ, что подмечено и рыбаками. П. Дренский ([16]) сообщает, что болгарские рыбаки различают в море воду двух цветов: 1) зеленую или синюю — прозрачную и бедную рыбой и 2) желтую, оливковую («ладья»). Последний цвет, по мнению рыбаков, зависит от массы водяных блох и других мелких животных. «По всему видно,— говорит Дренский,— что такая вода самая благоприятная для рыбы; замечают, что если желто-обагренные полосы и области появляются у берегов, то утверждают, что рыба будет еще в сезоне и уловы будут хороши». Дренский исследовал такие воды и нашел, что в желтых водах действительно находится много ракообразных *Copepoda*. Те же самые рачки им были найдены и в желудках скумбрии и притом в больших количествах.

Упомянутые воды, по указанию П. Дренского, наиболее обильны в Сизопольском районе, где вылавливается до 80% всей скумбрии, добываемой в Болгарии [А. Нечаев ([8])]. Такое значение этого района в скумбрийном промысле А. Нечаев объясняет тем, что здесь близко к берегам, где стоят дальяны, подходит течение, идущее с севера к Босфору. Это течение, благодаря своей силе, носит название «дьявольского». «Если рыба держится в этом течении,— говорит А. Нечаев,— то понятно, почему Варненский район и побережье южнее Мидии характеризуются отсутствием рыболовства или слабым развитием его. Здесь «дьявольское» течение отступает от берегов. Там же, где наибольший улов дальянами, течение прижимается к самому бе-

регу». Под влиянием ветра течение может изменять свое направление, то удаляясь от берегов, то прижимаясь к ним, что сказывается на улове береговых орудий лова.

Принимая направление течений, богатых планктоном, за основные показатели путей, по которым мигрирует скумбрия, мы можем подойти к объяснению распределения ее косяков в водах СССР и направления ее движения после отхода от болгарских берегов.

Фиг. 2. Карта течений в Черном море

Согласно карте течений (фиг. 2), приведенной в «Лоции Черного моря» ([23]), выше Сизопольского района происходит слияние двух течений: одного — идущего с севера от Дуная, и другого — от берегов Крыма. Здесь скумбрия, направляющаяся весной на север, разбивается на две партии: одна из них идет вдоль румынского побережья к одесским берегам, другая — в сторону Крыма, против течения, идущего от его берегов. Этим ответвлением части скумбрии в крымском направлении и можно отчасти объяснить то обстоятельство, что в румынских водах лов скумбрии слабее, чем в водах Болгарии и СССР.

Характерно, что у берегов Румынии наилучшие уловы скумбрии наблюдаются у мыса Калиакрии, т. е. в том месте, где течение наиболее близко подходит к берегу.

Высказанное выше мнение о двух путях хода скумбрии от болгарских берегов на север подтверждается и приведенными ранее данными о времени первого весеннего появления скумбрии в северо-западном углу.

Скумбрия появляется почти одновременно как в Крыму, так и у Тендры и Одессы, причем степень интенсивности хода тем или иным путем изменяется по годам. В одни годы (1931) мы наблюдаем мас-

совое появление скумбрии у Одессы, в другие (1932), наоборот, у Тендры и далее к Крыму. В 1933 г. массовый ход наблюдался от Тарханкута к тендровским берегам. Ввиду слабой изученности гидрологии Черного моря и, в частности, течений трудно говорить о причинах, вызывающих изменение в интенсивности хода скумбрии теми или иными путями.

Можно лишь указать на влияние сильно опресненных течений. В этом отношении показательным был 1932 год.

В этом году первые экземпляры скумбрии появились у Кинбурнской косы и у Тендры. Там же в мае начался лов ее в промысловом размере. На Люстдорфских же (южнее Одессы) и Сычавских (севернее Одессы) тонях в течение времени с мая по июль скумбрия была в весьма ограниченных количествах, не превышающих 13 ц в сутки на 9 неводов в Люстдорфе и 1 ц на такое же количество неводов в Сычавке.

Люстдорфские сетники, отправляясь в сторону Тендры, в глубевую зону, ловили сетями рыбы больше, чем неводами в Люстдорфе. Все приведенные факты говорят за то, что скумбрия пришла в наши воды преимущественно по направлению: Кинбурнская коса — Тендра — Джарылгач. Показавшись в мае у одесского побережья, скумбрия вскоре отошла в глубь моря. Приводимая ниже табл. 8 уловов на неводных ставках в Люстдорфе, Тендре и Сычевке подтверждает это.

Таблица 8

Уловы на неводных ставках в Люстдорфе, Тендре и Сычавке (в центнерах)

Месяцы	Сычавка	Люстдорф	Тендра
Май	—	7.02	2.31
Июнь	0.33	26.28	425.76
Июль	1.58	37.26	506.63
Август	680.46	1009.77	734.71
Сентябрь	990.20	446.36	246.61
Октябрь	103.83	12.15	14.73

Такое распределение скумбрии может быть объяснено условиями солености этого района в 1932 г. Благодаря сильному половодью рек Днепра, Ю. Буга и Днестра указанный участок моря необычайно опреснился. При этом сильно опресненное течение шло преимущественно вдоль западного побережья, тогда как в районе Тендры соленость моря понижалась незначительно. Насколько сильно был опреснен район моря у Одессы, можно судить по тому, что в уловах попадались в значительном количестве такие рыбы, как короп, чехонь, тарань

и даже сом, судак, красноперка и другие речные рыбы. Временами у Одессы содержание Cl понижалось до 1‰ и менее. С установлением постоянной высокой солености у одесских берегов резко повысились и уловы (табл. 8) с августа.

Особенно резким изменениям подвергается режим района моря, лежащего севернее линии Тарханкут — Дунай. Здесь необходимо производить ежегодно регулярные гидрологические работы для установления картины распределения рыб и, в частности, скумбрии.

Подтверждение того, что к южным берегам Крыма, район Севастополь — Балаклава, имеется самостоятельный ход скумбрии с юга, находим и у прежних авторов. Н. Максимов ([17]) пишет: «В мае недели две-три бывает скумбрия (Евпатория), уходящая потом к Тарханкуту, где ее и ловят в течение всего лета подъемными заводами». С. Зернов ([18]) относит появление мелкой скумбрии (чируса) в Балаклавской бухте к маю. Подошедшая в этот район скумбрия частично остается здесь же, у крымских берегов, где и ловится все лето и осень, частично направляется в северо-западную часть, на тамошние пастбища, как это подтверждается нашими и Максимова и Калабина ([19]) данными. При этом отход на север в некоторые годы почти отсутствует; в другие — выражен очень резко. Скумбрия у южных берегов Крыма держится до самой зимы, кочуя вдоль побережья, но уловы ее носят спорадический характер, так как она придерживается глубевой части, и необходимы особые условия, чтобы она подошла непосредственно к берегу.

Вероятно, часть скумбрии этой группы направляется и к предпроливью Керченскому.

Второй путь, которого придерживается скумбрия по выходе из Босфора, лежит по анатолийскому побережью Черного моря. Сведения о промысле скумбрии здесь чрезвычайно скудны. Имеются лишь данные С. Зернова ([18]) общего характера. Последний, отмечая, что скумбрия по анатолийскому побережью ловится в большом количестве, говорит далее: «У Пендераклии оба вида скумбрии (*Sc. scomber* и *Sc. colias*) ловятся, главным образом, в период сентябрь — ноябрь, причем два первых месяца скумбрия идет от Босфора, а в ноябре идет со стороны Кавказа, с востока. У Синопа скумбрия ловится особенно с ноября и отчасти в декабре, когда она идет со стороны Кавказа. Со стороны Босфора она подходит в сентябре, но она идет вразброд, и ее не трогают. Как видим, сведения из Синопа и Пендераклии совпадают». И далее С. Зернов так объясняет время миграции и их направления: «Весной, по выходе из Босфора, скумбрия направляется двумя путями: 1) в Болгарию и Россию западным путем и 2) на анатолийское побережье — восточный путь. Кавказ, повидимому, мало затрагивается этими путями. При осеннем возвращении западным путем часть скумбрии входит в Босфор, а часть направ-

ляется мимо Босфора на восток вдоль анатолийского побережья; именно такая скумбрия ловится в сентябре — октябре у Пендераклии вразброд, с сентября — у Синопа».

Наши исследования последних лет показали, что представления о распределении скумбрии у кавказского побережья до последнего времени были ошибочны. Прежнее мнение о полном отсутствии скумбрии в юго-восточной части Черного моря должно быть изменено. С.А. Зернов в цитируемой выше работе пишет: «Как во время нашей поездки на Кавказ, так и из статьи К. А. Сатунина мы убеждаемся, что в южной части кавказского побережья скумбрия не встречается». Того же мнения придерживается и Гальцов ([20]), утверждая, что «скумбрия в юго-восточной части Черного моря никогда не встречается». Приводимая ниже табл. 9 уловов по Кавказу в 1932 г. и расспросные сведения опровергают это мнение.

Таблица 9

Уловы скумбрии на Кавказе в 1932 г. (в килограммах)

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Анапа	—	—	—	—	—	—	—	—	200	100	—	—
Новороссийск	—	—	—	—	15	—	—	42	77	770	—	—
Туапсе	—	—	—	—	—	6	—	—	—	—	—	—
Пицунда	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	—	—
Сухуми	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—
Батуми	—	—	—	—	—	—	—	—	27	4	—	—
Шекветили	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	2	3

При просмотре приведенной таблицы бросается в глаза почти полное отсутствие скумбрии в уловах в весеннее время, за исключением Туапсе и Новороссийска, и то в очень ограниченном количестве. Однако отсутствие ее в официальных уловах еще не говорит о том, что она действительно в этот период времени здесь не встречается. Нами установлено нахождение скумбрии в марте и апреле 1932 и 1933 гг. в юго-восточном углу Черного моря, в Сухумском и Батумском районах. Батумской рыбохозяйственной и биологической станцией зафиксировано 15 экземпляров скумбрии уловов от 30 марта до 21 апреля, т. е. того периода, когда в северо-западном углу скумбрия еще не появляется.

Рыбаки Гагр, Туапсе и Бет также подтверждают, что скумбрия попадается в снасти во время хода ее с юга на север в марте и апреле. Уловы, как правило, выражаются единицами — десятками; никто из опрошенных рыбаков не привел случая сколько-нибудь значительного улова в весенний период. Очевидно, что скумбрия во время своего весеннего хода в массовом количестве кавказского побережья,

особенно южного, не придерживается. Существует мнение среди рыбаков, что скумбрия проходит вдали от берегов, а потому и не вылавливается береговыми орудиями лова; специальных же орудий глубевого типа для скумбрии не существует.

Таким образом, приведенные данные и факт уловов в мае в Новороссийске и Туапсе (см. табл. 9) говорят о том, что по восточному побережью Черного моря весенний ход имеет место, но он ни в какое сравнение не может итти с тем массовым ходом, который совершается по западному побережью. Вероятно, здесь скумбрия проходит вдали от берега. О наличии восточно-черноморского пути, по которому скумбрия идет с юга на север, говорит картина промысла у берегов Крыма. В свое время С. А. Зерновым ([18]) было отмечено, что «осенний лов скумбрии по южному берегу Крыма начинается в конце августа, т. е. значительно раньше, чем у Севастополя, и, следовательно, вполне основательно предположить, что в это время года она идет с востока на запад». Такое заключение предполагает, что скумбрия идет к южным берегам Крыма иным путем, чем в северо-западную часть. Просматривая сроки появления скумбрии в различных районах Крыма, мы убеждаемся, что ее появление происходит почти одновременно как в районе Севастополя — Евпатории, так и в районе Керченского предпроливья. И там и тут имеет место попадание скумбрии в мае. Далее, приведенная ниже табл. 10 уловов в Крыму в 1932 г. показывает, что скумбрия в промысловых количествах ловилась уже в июне, с одной стороны, в участке Балаклава — Мисхор, с другой — в участке Судак — Феодосия, и в дальнейшем лов сосредоточился как в районе Балаклава — Караджа, так и в Керченском предпроливье (Феодосия — Ст. Карантин) (см. табл. на стр. 740).

Вероятно, что часть скумбрии, обитающая у Балаклавы и восточнее, тоже продвигается в сторону Керченского пролива, где и соединяется с партиями, приходящими с Кавказа.

Через Керченский пролив скумбрия проникает и в Азовское море. В последнем она распространяется как у кубанского, так и у украинского побережья. Обычно попадания ее здесь единичны, но бывают годы, когда скумбрия ловится в значительном количестве. Так, по рассказам рыбаков станицы Приморско-Ахтарской, в некоторые годы против названной станицы на сетку ловилось по десятку и более скумбрии.

Значительная часть тех косяков, которые сосредоточивались в Керченском районе, видимо, совершает свой обратный ход в восточной части Черного моря. Об этом говорит то обстоятельство, что промысел почти одновременно прекращается по всему берегу Крыма, и по таблице уловов не видно, чтобы косяки скумбрии со стороны Феодосии откочевывали по направлению к Севастополю.

Во-вторых, по кавказскому побережью уже с сентября начинает

Таблица 10

Уловы скумбрии в Крыму в 1932 г. (в килограммах)

	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Опасное	—	—	—	—	—	—	—	—	79	19	—	—
Еникале	—	—	—	—	—	—	—	—	29	—	—	—
Ст. Карантин	—	—	—	—	—	—	—	126	2 121	5 602	496	—
Нов. Карантин	—	—	—	—	—	—	—	—	147	700	—	—
Гиуак	—	—	—	—	—	—	—	—	243	—	—	—
Капканы	—	—	—	—	—	—	—	37	438	163	—	—
Чехур-Куяле	—	—	—	—	—	—	—	—	608	5 758	—	—
Яныш-Такил	—	—	—	—	—	18	—	—	4 624	53 667	447	—
Феодосия	—	—	—	—	—	1 271	—	747	1 327	700	2 675	—
Судак	—	—	—	—	—	125	—	351	—	34	293	—
Коктебель	—	—	—	—	—	—	—	—	100	—	—	—
Алушта	—	—	—	—	—	—	—	459	—	2 139	471	—
Ялта	—	—	—	—	—	—	—	100	—	1 571	1 694	—
Мисхор	—	—	—	—	—	925	—	—	—	—	—	—
Балаклава	—	—	—	—	—	413	—	20 360	60	712	1 811	—
Севастополь	—	—	—	—	—	—	—	226	4	348	27	—
Евпатория	—	—	—	—	—	—	—	7 126	108	36	—	—
Караджа	—	—	—	—	—	—	—	32 839	473	196	—	—
Ак-Мечеть	—	—	—	—	—	—	—	—	136	196	—	—
Бакал	—	—	—	—	—	—	—	—	1 187	—	—	—

проявляться ход скумбрии с севера на юг, что видно из табл. 10. В-третьих, расспросные сведения говорят о том, что осенью на Кавказе уловы скумбрии бывают очень значительными. Так, в 1929 г. в Анапе было выловлено на один подъем кефальным заводом около 100 ц. Один из старых атаманов-греков в Гаграх передавал, что в годы 1911—1916 улов скумбрии за одну тоню на волокушу составлял до 30 ц. Указывают также на Пицунду, как на один из важных пунктов по улову скумбрии; здесь, по словам старожилов, скумбрия вылавливалась неводом до 100 ц за один замет. Рассказывают об одном турке, владельце невода в дореволюционное время, что им однажды было захвачено неводом столько скумбрии, что «потом он не работал весь год. Улов был произведен в начале зимы».

Ход скумбрии у кавказского побережья осенью, обнаруживаясь уже в августе — сентябре, продолжается до января включительно. Так, по Аджаристану, по статистическим данным Грузрыбы, в декабре 1929 г. было выловлено 1.51 ц, а в январе 1930 г.—1 ц.

Если к этому прибавить указания С. Зернова, что у Синопа лов

начинается с ноября, получим законченный цикл миграций скумбрии в восточной части Черного моря. То же обстоятельство, что по анатолийскому побережью скумбрийный промысел бывает значителен, заставляет думать, что скумбрия из северо-восточной части Черного моря возвращается, не придерживаясь береговой зоны, а руководствуясь, очевидно, восточным круговым течением. Возможно, что этим и объясняется, что уловы скумбрии в юго-восточной части чрезвычайно малы, так как здесь течение отходит от берегов.

Поиски скумбрии в 1934—1935 гг. действительно показали большое наличие ее вдали от берегов. Абхазрыба построила специальный кошельковый невод для лова скумбрии, однако, попадая на крупные косяки и обкидывая их неводом, рыбаки не могли взять скумбрию, так как эта быстрая рыба успевала уйти в глубь моря.

Отсутствие же уловов скумбрии в заметных количествах во время весеннего ее хода можно объяснить тем, что она идет западной ветвью восточного кругового течения.

Что касается северо-западного угла Черного моря, то здесь скопление скумбрии достигает своей кульминационной точки в августе, иногда в июле, что видно из табл. 11.

Таблица 11

Уловы (в центнерах)

Месяцы	1930 г.	1931 г.	1932 г.	1933 г.
Май	1	2	54	45
Июнь	304	2459	1346	1794
Июль	1409	7179	3564	1326
Август	3213	5526	8634	3984
Сентябрь	1737	2896	4942	1947
Октябрь	150	599	509	197
Ноябрь	21	2	90	—

С сентября уже наблюдается откочевывание скумбрии на юг. При этом часть ее направляется непосредственно в сторону Румынии, другая — в сторону Крыма, где она и начинает ловиться в это время кавами.

Отход скумбрии осенью в крымском направлении С. А. Зернов ([21]) объясняет разностью температур. Он приводит температурные данные для месяцев сентябрь — октябрь по двум пунктам: Одессе и Севастополю, которые помещаются ниже (см. табл. на стр. 742).

Как видно из табл. 12, у Севастополя температура опускается ниже 10° почти на месяц позже, чем в Одессе, а так как, по мнению С. Зернова, при падении температуры до 10° скумбрия оставляет охлажденные воды, то понятно, почему она из северо-западной

Таблица 12

Месяцы	Одесса (Воронцовский маяк)			Севастополь		
	1899 г.	1898 г.	1897 г.	1899 г.	1898 г.	1897 г.
Сентябрь	17.7°	14.8°	20.9°	20.4°	19.2°	20.2°
Октябрь	14.5°	12.7°	14.9°	17.4°	16.1°	15.8°
Ноябрь	8.6°	8.7°	6.1°	11.7°	12.5°	10.0°
Декабрь	1.9°	5.9°	2.4°	6.6°	9.4°	7.3°

части уходит к Крыму. По нашим наблюдениям, скумбрия у Одессы может оставаться и при температуре ниже 10°. Так, в 1930 г. скумбрия в Одесском порту ловилась при температуре воды 7.8°. С другой стороны, августовские кочевки в сторону Крыма отнюдь не зависят только от температуры, ее понижения, так как в этом месяце температуры наиболее высоки и в Одесском районе. Ход скумбрии осенью бывает очень растянут: промысловый лов скумбрии продолжается еще в Крыму (ноябрь — декабрь), когда в Босфоре проходят уже крупные ее партии.

Осенние миграции скумбрии у румынских берегов происходят после отхода от берегов СССР, но наивысшего развития достигают в сентябре — середине октября. Для 1927 г. I. Borcea (12) отмечает период осеннего хода с 26 августа до 11 ноября. Улов здесь может продолжаться и до конца декабря.

Что касается болгарских берегов, то здесь скумбрия, возвращающаяся осенью, появляется в октябре, иногда в сентябре, и наибольшего разгара достигает в ноябре и декабре. Об этом говорят следующие цифры уловов за ряд лет (табл. 13):

Таблица 13

Уловы скумбрии у берегов Болгарии (в центнерах)

Годы	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь
1925	13.6	30.4	314.7	585.7
1926	47.3	152.8	3588.7	647.8
1927	196.7	86.9	504.3	120.3
1928	14.5	116.7	306.7	1975.4
1929	7.7	100.0	311.5	988.1

В январе, по статистическим данным, уловов в Болгарии нет. Остается ли скумбрия частично здесь зимовать,— неизвестно. Имеются лишь указания рыбаков на нахождение ее здесь и в зимнее время.

Возможно, что скумбрия уходит на глубины. I. Borcea ([12]), указывая, что между 17 и 19 ноября сильный западный ветер с берега привлек холодное течение из открытого моря и что одновременно с этим появилась скумбрия в улове дальянов, подчеркивает, что «особенно хорошо ловилась скумбрия на глубине 15 м в Ажижее, 30—40 м в Констанце и на 40 м в Сабле». То же самое подтверждает и А. Нечаев ([22]): «Вместе с этой водой (холодной с глубин.— И. С.) приближается к берегу и попадает в район береговых орудий лова и скумбрия, которая осенью держится на довольно больших глубинах».

Так как в прилегающих к Босфору участках Черного моря на глубинах условия близки к тем, которые характерны и для Босфора, не лишена вероятия возможность зимовки части скумбрии и здесь.

В заключение необходимо отметить, что дальнейшие работы по изучению миграционных путей черноморской скумбрии должны сводиться к практической проверке посредством облова этих путей и к установлению причин, обусловливающих миграции по тем или иным путям.

В частности, остается темным пятном вопрос о миграциях скумбрии осенью от Крыма к Пендераклии и от Новороссийска к Синопу против течений, имеющих место в указанных направлениях. Скопление осенью скумбрии у Синопа, а еще более у Пендераклии, служит косвенным доказательством возможности таких миграций.

Украинское отделение
Всесоюзного института рыбного
хозяйства и океанографии.
Одесса.

Поступило
в январе 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Karekin-Deveagjian, Pêche et pêcheries en Turquie, Constantinople, 1926.
[2] Ehrenbaum E., The mackerel and the mackerel fishery, Rapports et procês verbaux, vol. XVIII, 1914, Conseil permanent pour l'exploration de la mer.
[3] Ninni E. Primo contributo allo studio del Pesci e della Pesca, Missione It. p. l'esplorazione del mari di Levante, vol. V, Venezia, 1923.
[4] M. Sella e O. Ciacchi, Uovo e Larva dello Scombro del Mediterraneo, Instituto di Biologia marina per l'Adriatico — Rovigno, № 9, Memoria CXIV, Venezia, 1925.
[5] Загоровский Н., Сборник «Степова Україна», Харьков, 1930.
[6] Загоровский Н., Рибальство біля турецького узбережжя в загальній системі чорноморського господарства, Східний світ, ч. 2, Харків, 1928.
[7] Нечаев А., Некои биологични и хидрологични наблюдения, Трудове на опитната ихт. станция, т. III, Созополъ, 1935.
[8] Нечаев А., Черноморската скумрия, София, 1928.
[9] Дренски П., Материали по биологията на скомбрията в Чорно море, Списание на Земледелските изпитателни институти, кн. 5 и 6, София, 1922.
[10] Грозев Гр., Нечаев Ал., Нашият риболов, София, 1930.
[11] Максимов Н., Образ жизни промысловых рыб и их ловля у берегов Болгарии и Румынии, Еж. Зоол. муз. имп. Ак. Наук, т. XVIII, вып. I, 1913.
[12] I. Borcea, Nouvelles observations sur les migrations et sur le période de ponte

des espèces de poissons migrateurs de la mer Noire, Annales scientifiques de l'Université de Jassy, t. XVII, 1933.

[13] Лебедев В., Наблюдения над составом и сменой поверхностного планктона Одесского залива, Записки имп. О-ва сельск. хоз. Южной России, т. 87, вып. 1, Одесса, 1916.

[14] Гребницкий, Материалы для фауны Новороссийского края, Записки Новор. о-ва естествоисп., т. II, 1873—1874.

[15] Сыроватская Н. И., Возраст черноморской скумбрии и возрастный состав ее косяков (рукопись).

[16] Дренски П., Скомбрията в Чорно море, Списание на Земледелските изпит. инст. в България, год 1, кн. III, София, 1920.

[17] Максимов Н., Четыре предварительных отчета по исследованию рыболовства в сев.-зап. части Черного моря, Матер. к позн. русск. рыбол., т. III, вып. 8, 1914.

[18] Зернов С., К вопросу об изучении жизни Черного моря, Зап. имп. Ак. Наук, т. II, № 1.

[19] Калабин Н., Скумбрийный сезон 1923 г. в Одесском районе, Бюлл. ВУГЧАНПОС, № 10—11, Очаков, 1923.

[20] P. Galtsoff, Seasonal migrations of mackerel in the Blacksea.— U. S. Bureau of Fisheries. Reprinted from Ecology, vol. V, № 1, 1924.

[21] Зернов С. А., Второй отчет по исследованию рыболовства Таврической губ., Севастополь, 1903.

[22] Нечаев А., Научно-промысловые исследования по болгарскому побережью и их значение для понимания биологии и распределения некоторых промысловых рыб Черного моря.

[23] Лоция Черного моря, изд. 7-е, Ленинград, 1931.

I. SYROVATSKY. LES VOIES DE MIGRATION DU MAQUEREAU (*SCOMBER SCOMBRUS* L.) DE LA MER NOIRE

RÉSUMÉ

L'auteur établit qu'une partie du mauereaux (*Scomber scombrus* L.) passe l'hiver dans la mer Noire; ça se confirme par sa pêche dans les environs de Soukhoumi et de Batoumi (Caucase du Sud).

La marche printanière du maquereau de la mer de Marmara dans la mer Noire se fait par deux voies: voie occidentale — le long des rivages de la Bulgarie et de la Roumanie, et voie orientale — le long des rivages de l'Anatolie et du Caucase.

Les masses principales de maquereaux passent par la voie occidentale. Elles paraissent à la fin de mars ou au commencement d'avril aux bords de la Bulgarie; elles atteignent le maximum au mois de mai et disparaîssent presque entièrement vers la seconde moitié de juin. En Roumanie la marche intensive du maquereau a lieu au mois de mai et de juin. Les premiers exemplaires atteignent les eaux de l'URSS dans la seconde moitié d'avril ou au commencement de mai.

Les migrations du maquereau de la mer de Marmara dans la mer Noire se rapportent aux migrations alimentaires. Epuisé pendant le frayage, il gagne vite en poids à mesure qu'il avance dans la mer Noire.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

И. И. МЕСЯЦЕВ

СТРОЕНИЕ КОСЯКОВ СТАДНЫХ РЫБ

Автор различает два понятия: косяк и скопление, и дает их описание. Косяк является биологической категорией — элементарной формой стада, состоит из небольшого количества рыб одного вида и одинакового размера и постоянен по своему составу; скопление, наоборот, является временным и изменчивым по составу образованием и состоит из многочисленных косяков разных рыб и размеров. Миграция рыб совершается мелкими косяками. Косяк рыб при движении принимает обтекаемую форму. Образование скоплений строго приурочено к определенным физико-географическим условиям. Миграции рыб автор сравнивает с перелетом птиц.

Понятие рыбьего косяка в ихтиологической литературе совершенно не разработано; по этому вопросу встречаются лишь вскользь брошенные замечания.

Слово «косяк» часто сочетается с различными прилагательными: «густой», «плотный», «разреженный», «ходовой», «стоячий» и т. д., однако содержание самого понятия «косяк» от этого не становится более определенным. Совершенно неизвестно: является ли рыбный косяк ограниченным и постоянным по своим размерам и составу; состоит ли он из рыб одинакового размера или возраста; как образуется косяк; имеет ли он какую-либо геометрическую форму при движении и покое или, наоборот, косяк является случайным собранием рыб, не постоянным и не закономерным по всем своим признакам. Представления наши обо всем этом крайне туманны, противоречивы и элементарны, а между тем понятие «косяк» является одним из кардинальных для теоретической и промысловой ихтиологии — не менее важным, чем понятие «клетки» для общей биологии или понятие «биоценоза» для биоценологии. Совершенно понятно, что без уточнения этого основного понятия, без знания структуры косяков, их поведения в различные периоды жизни, их миграции и т. д. нельзя, не впадая в ошибки, говорить о расах, темпах роста, флуктуациях, запасах, нельзя разрабатывать вопросы промыслового прогноза и, наконец, невозможно дать вполне обоснованную биологическую базу для технической реконструкции промысла, что для советской ихтиологии является основной задачей.

Вопрос о строении косяков стадных рыб поставлен мной сравнительно давно, и в настоящей статье я попытаюсь изложить те соображения, которые сложились у меня по нему в результате многолетних наблюдений, моих личных и моих учеников, на различных водоемах Союза над различными стадными промысловыми рыбами.

Последние годы мы применили к изучению строения косяков стадных рыб водолазную технику и, наконец, сейчас ставим ряд экспериментальных исследований по строению и движению косяков в специальных бассейнах.

Соображения о строении косяков, высказываемые в этой статье, доложены устно в различных научных учреждениях. Советские научные круги встретили их с большим интересом.

Институт рыбного хозяйства и океанографии для углубления этих работ развернул под моим руководством с осени 1936 г. подводные исследования на различных водоемах. Для этой цели институт предоставил возможность ряду молодых научных работников пройти специальный курс в водолазном техникуме Эпрона в Балаклаве. Нужно отметить, что научные сотрудники легко и успешно овладели техникой водолазного дела и теперь с успехом применяют ее в различных областях ихтиологии и океанографии. Обратимся к изложению наших взглядов о строении косяков стадных рыб.

Обычно косяком называют те часто весьма огромные скопления рыбы, с которыми имеет дело промысел. Предполагается, что именно подобными огромными массами рыбы совершают свои миграции в поисках пищи или более благоприятных условий существования. Если под понятием «косяк» понимать нечто организованное, то нетрудно доказать, что такое представление неправильно. Прежде всего подобные промысловые скопления рыбы бывают, как правило, неоднородными и крайне изменчивыми и по видовому и по размерному составу рыб, его образующих.

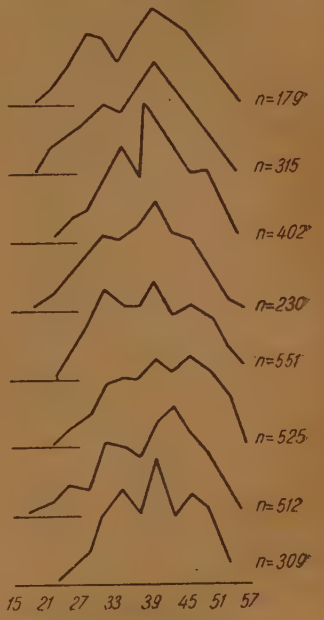
Так, в Баренцовом море, по нашим многолетним наблюдениям, на банках одновременно ловятся треска, пикша, морской окунь и ряд других видов рыб, так называемых спутников тралового промысла, причем самых разнообразных размеров — от молоди до крупных старых рыб.

Какой-либо закономерности в распределении отдельных видов и размеров рыб на банках не наблюдается; изредка лишь наблюдается преобладание в определенных местах банки определенных видов или размеров, но только преобладание.

Сами промысловые скопления рыбы на банках в Баренцовом море крайне изменчивы и по концентрации и по видовому и размерному составу — и в пространстве и во времени: в одном месте банки трал приносит один состав рыбы, в другом — иной, совершенно от-

личный. Специальные кратковременные траления, многократно производившиеся нами в течение суток на одном и том же месте (вокруг буя), всегда давали уловы, резко отличавшиеся между собой и по величине и по видовому и размерному ассортименту рыб.

В Ладожском озере, где научно-промысловые исследования производились в течение двух лет под моим личным руководством, один и тот же трал, как правило, приносит почти весь ассортимент рыб — видовой и размерный, существующий в этом водоеме, причем промысловые скопления и в этом водоеме также отличаются крайней изменчивостью и во времени и в пространстве. По этому водоему у нас имеется огромный материал в результате непрерывного биологического анализа уловов каждого траления: в 1932 г. — одного и в 1933 г. — двух обычных промысловых тральщиков, которые работали здесь под руководством и наблюдением нашего института. Часто тральщики работали бок-о-бок и в течение многих дней положительно на одном и том же месте. Анализируя уловы таких тралений, мы могли убедиться, что промысловые скопления Ладожского озера столь же непостоянны и изменчивы по видовому и размерному составу, как промысловые скопления рыбы на банках в Баренцовом море. На фиг. 1 приведены кривые изменчивости размеров сига, над которым велись специальные наблюдения за ряд последовательных тралений на одном и том же месте.



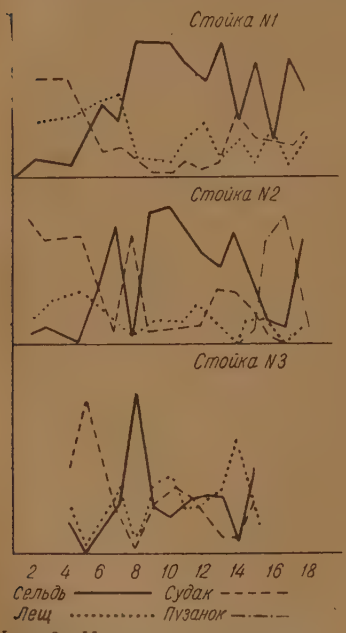
Фиг. 1. Размеры ладожского сига. 8 последовательных тралений на одном месте. 19/VI 1935 г., Ладожское озеро, Свирская губа

В Сев. Каспии промысел в море происходит весной и летом перед устьями рр. Волги, Урала и Эмбы. Наблюдения над промысловыми скоплениями рыб производились здесь моим учеником А. Н. Резником и лично мной в 1934—1936 гг. Они показали, что эти промысловые скопления рыбы столь же неоднородны и непостоянны по составу, как и ранее описанные в Ладожском озере и в Баренцовом море. Трал, сеейнерные невода и сети приносят здесь одновременно и воблу, и леща, и сельдь нескольких видов, и судака, и ряд других рыб, которых рыбаки, за их малые размеры и малую ценность, окрестили названием мелочá.

Для иллюстрации я привожу лишь две диаграммы, взятые из подготовленной к печати работы А. Н. Резника. Одна из них (фиг. 2)

характеризует изменчивость видового состава уловов нескольких рядом стоящих порядков за ряд дней; из нее видно, что уловы рядом стоящих сетей существенно отличаются между собой и непостоянны по видовому составу. Вторая диаграмма (фиг. 3) характеризует изменчивость размеров волжской сельди по дням и порядкам.

По западному кавказскому побережью Каспия, от Апшеронского полуострова на юге до полуострова Уч на севере, весной происходит неводной лов сельди. На этом пространстве имеется около 90 рыбзаводов. Неводной лов в настоящее время механизирован. Весной 1936 г. мной были организованы здесь детальные комплексные исследования на небольшом участке 6 рыбзаводов, отстоящих друг от друга в среднем на 3 км. В числе работ, о которых будет сказано ниже, велись также непрерывные биологические наблюдения за уловами каждого невода на этих рыбзаводах. Каждый рыбзавод делает 6—8 притонений в сутки. Материалы этих наблюдений обрабатываются С. Г. Зуссер, под непосредственным руководством которой работала группа наблюдателей.

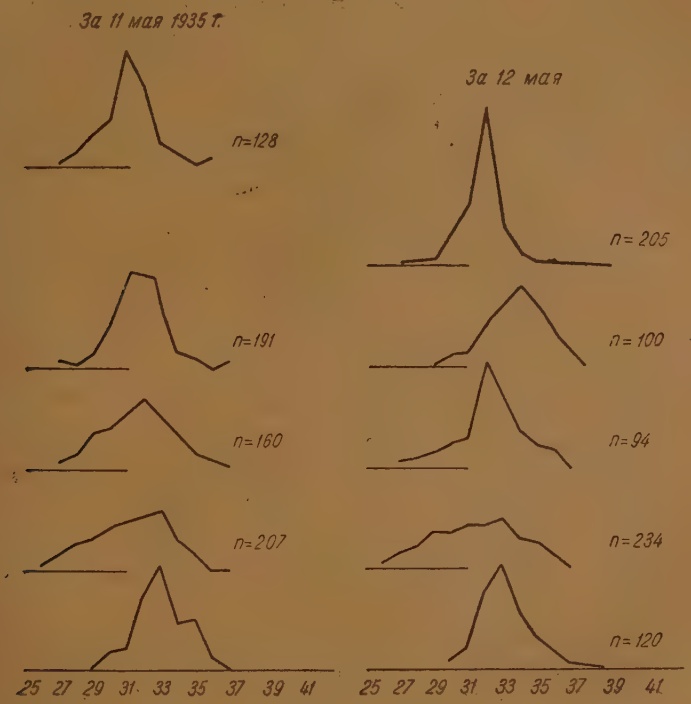


Фиг. 2. Изменение видового состава уловов по дням с I/V по 20/V 1936 г. 3 рыбацких стоек (судов), производивших лов на одном и том же осередке. Сев. Каспий, Галкин осередок

Эти наблюдения опять-таки свидетельствуют о крайней неоднородности и изменчивости этих скоплений рыбы, служащих объектом весеннего промысла по кавказскому побережью Каспия. Прежде всего каждый невод приносит почти весь набор сельдей, существующий в Каспийском море, и всех размеров — от молоди до взрослых, и, кроме того, ряд частиковых рыб, осетровых и лососевых. Далее, улов каждого замета отличается и от предшествующего и последующего и от соседних с ним с севера и юга; отличается и по величине и по видовому и размерному составу. Фиг. 4 взята мной из подготовляемой к печати работы С. Г. Зуссер. Она характеризует изменчивость размеров основной формы кавказского сельдяного промысла — типичного пузанка (*Caspiolosa caspia typica* Eichw.) — за ряд последовательных заметов за один и тот же день двух рядом расположенных рыбзаводов.

Столь же неоднородны и изменчивы и те промысловые скопле-

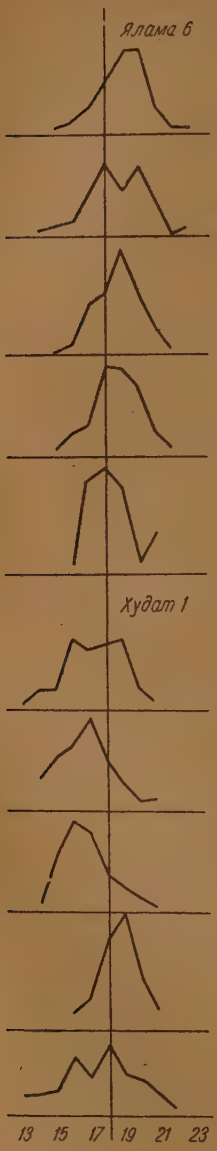
ния, которые служат объектом промысла весной и осенью в Азовском море и Керченском проливе, судя по личным, правда, непродолжительным, наблюдениям и многолетним наблюдениям азово-черноморского отделения Института рыбного хозяйства и океанографии, с материалом которого мне была дирекцией этого отделения предоставлена возможность ознакомиться.



Фиг. 3. Размеры волжской сельди (*Caspiolosa volgensis*, Meissn., Berg) 5 стоявших рядом порядков сетей за 11 и 12 мая. Сев. Каспий, Галкин осередок, 1935 г.

Широкие и крайне интересные наблюдения были проведены мной и моими учениками в 1934—1936 гг. в дельте Волги. Ежегодно весной в Волгу, через многочисленные рукава ее дельты, входит с моря масса рыбы на нерест. Сюда входят три вида каспийских сельдей [*C. volgensis* (Meissn., Berg), *C. kessleri grimm*, *C. c. typica* Eichw.], вобла (*Rutilus rutilus caspicus* Jakovl.), судак и ряд других видов частиковых рыб, а также осетровые. Мощный весенний неводной и сетной промысел низовьев Волги базируется в основном на лове этих проходных рыб.

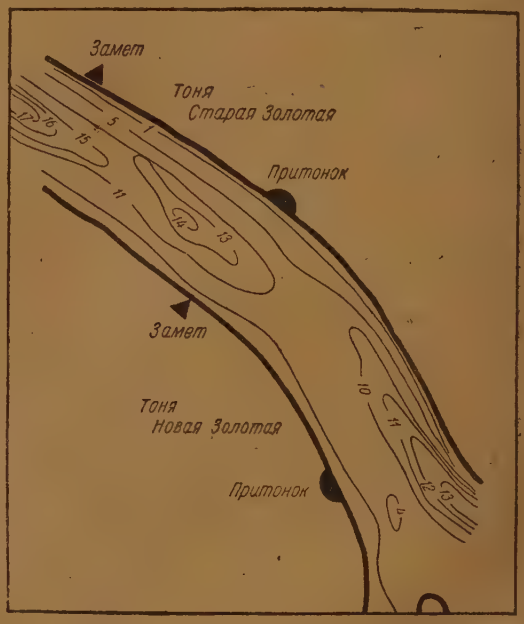
Нами проводились непрерывные ихтиологические наблюдения на базе широких гидрологических и геодезических исследований на



Фиг. 4. Размеры типичного пузанка (*C. c. typica Eichw.*) за ряд последовательных заметов двух соседних рыбзаводов, Азербайджан, рыбзаводы Ялома № 6 и Худат № 1 3/V 1936 г.

восьми тонях, расположенных в различных частях главного протока (так называемого Главного банка), на двух противолежащих тонях второго по размерам протока (Белинского банка) и на трех участках над плавным сетным ловом тоже по главному протоку.

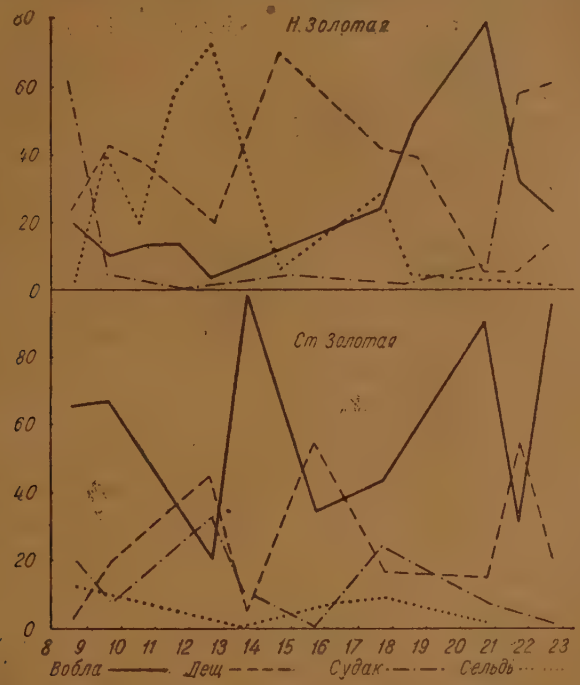
Не касаясь обширного фактического материала, полученного нами в результате вышеуказанных непрерывных наблюдений за уловами неводов и плавных сетей на 13 точках в дельте Волги, приведу лишь несколько графиков, характеризующих крайнюю неоднородность, изменчивость и несходство видового и размерного состава уловов двух почти противолежащих тоней Белинского банка — Старой и Новых Золотых[1].



Фиг. 5. План и изобаты противолежащих тоней Ст. и Нов. Золотых в дельте Волги

[1] Рисунки взяты из нашего коллективного предварительного сообщения: Месяцев, Зуссер, Мартинсен и Резник, Запасы рыб и интенсивность промысла в Сев. Каспии и в дельте Волги, Рыбное хозяйство СССР, № 3, 1935.

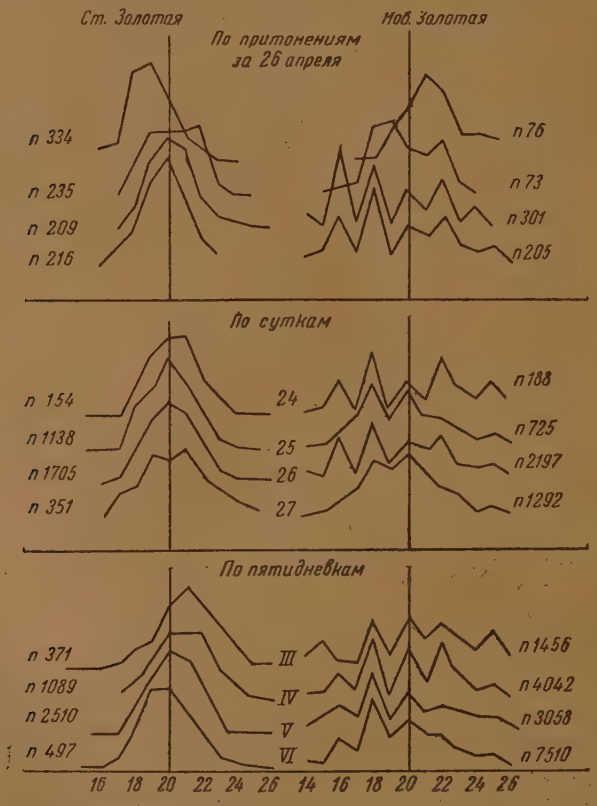
На фиг. 5 дан план этих тоней. Невода этих тоней охватывают все сечение протока. Лов производится круглые сутки; каждая тоня делает в сутки 20—25 заметов. Фиг. 6 изображает изменчивость видового состава уловов одной и другой тони по притонениям, а фиг. 7— изменчивость размеров воблы по притонениям, суткам и пятидневкам.



Фиг. 6. Видовой состав уловов за ряд последовательных притонений противолежащих тоней Ст. и Нов. Золотых. Дельта Волги. 26/IV 1934 г.

Рисунки ясны без комментария: они говорят о крайней изменчивости и неоднородности тех скоплений рыбы, которые облавливаются неводами этих тоней, и, кроме того, о разительном несходстве уловов тоней, расположенных друг против друга в одном и том же незначительном по ширине протоке. В уловах одной тони преобладают одни породы, в уловах второй — другие; одна тоня ловит крупную воблу, другая — мелкую. Также различаются по размерам и другие породы рыб в уловах этих тоней. В 1935 г. нами были организованы проверочные наблюдения на двух парах противолежащих тоней. Результаты получились те же. Бывали дни, когда на одной тоне ловились только самки воблы, отличающиеся от самцов более крупными размерами, а на противоположной — самцы. К дальнейшей интерпретации этих фактов мы еще вернемся ниже.

Итак, и в Баренцовом, и в Каспийском, и в Азовском морях, и в Ладожском озере, и в р. Волге,— а я уверен, что и в большинстве других районов,— скопления рыбы, которые служат объектом промысла, крайне неоднородны и изменчивы по видовому и размерному составу рыб. Можно ли называть подобные скопления косяком, понимая под последним нечто организованное, однородное и постоянное? — Конечно, нет. Совершенно ясно, что подобные промысловые скопления рыб являются случайным их сборищем,— не больше.



Фиг. 7. Размерный состав воблы (*Rutilus rutilus caspicus Jacovl.*) на Ст. и Нов. Золотых тонях по притонениям (верхний), суткам (средний) и пятидневкам (нижний). Дельта Волги. 1934 г.

Я предлагаю такие скопления рыб — огромные по размерам и неоднородные и непостоянные по видовому и размерному составу рыб, его образующих,— называть скоплением, скопищем, сборищем, а не косяком.

Совершенно ясно, что такие разношерстные скопища не могут со-

вершать далеких направленных миграций. При движении такое скопище неминуемо распадется. В действительности никто никогда и не наблюдал, чтобы рыбы передвигались на сколько-нибудь далекие расстояния подобными огромными массами. Если бы рыбы совершали миграции подобными массами, то, прежде всего, весь уклад промысла сложился бы иначе, чем он есть: рыбаки передвигались бы вслед за рыбой и, раз напавши на какое-либо подобное скопление, не утеряли бы его до полного облова; в результате многовековой практики рыбаки — люди весьма наблюдательные — давно изучили бы миграционные пути большинства, по крайней мере, промысловых рыб. На самом деле, о миграционных путях даже таких рыб, промысел которых существует столько же времени, сколько и само человечество, у рыбаков всех стран весьма смутные и противоречивые представления, так же, как и в науке.

Рассмотрим попутно еще одно весьма распространенное представление, тесно связанное с только что рассмотренным о миграциях рыбы большими массами.

Распространено мнение, что лов рыбы происходит на миграционных путях во время ее хода. На самом деле, это далеко не верно. Рассмотрим конкретные условия промысла в ряде типичных районов.

Траловый промысел тресковых в Баренцовом море происходит не повсеместно на миграционных путях, а на так называемых «банках» [1] — сравнительно очень ограниченных участках моря — из года в год на одних и тех же местах и в одни и те же сроки, хотя треска, пикша и окунь — главные объекты тралового промысла — весной, с началом прогрева воды, идут в Баренцово море с запада, а осенью, с началом охлаждения воды, возвращаются обратно. Казалось бы, чего проще, при такой миграционной схеме ловить рыбу на миграционных путях где-либо вблизи траловой базы, вместо того чтобы посылать траловый флот на отдаленные банки у Новой Земли и о-ва Вайгача. Между прочим, наш советский рыбный трест на Мурмане неоднократно проводил, под наблюдением пишущего эти строки, эксперименты с участием 10—15 траловых судов лова тресковых на миграционных путях, однако эти эксперименты не увенчались успехом: уловы на миграционных путях оказывались всегда ничтожными, в то время как на соседних банках уловы достигали нескольких тонн за час траления. Огромных косяков на миграционных путях не могли обнаружить, и их нет в действительности. Результаты многолетних поисковых работ института и анализ работы большого тралового флота рыбного треста дают нам основание утверждать, что вне банок рыба в Баренцовом море если и держится, то только в распы-

[1] Таких промысловых «банок» имеется в южной части Баренцова моря около десятка, и, кроме того, несколько таких же мест концентрации тресковых имеется в районе Шпицберген — Медвежий.

ленном состоянии, и что на банках рыба концентрируется в строго определенные сроки и остается здесь сравнительно очень недолго. Траловый лов в Баренцовом море базируется целиком на лове рыбы, концентрирующейся на банках.

Ярусный и поддевный лов тресковых вдоль мурманского побережья также идет не повсеместно, а приурочен к совершенно определенным местам.

В Сев. Каспии морской промысел воблы, сельди и судака приурочен к так называемым «осередкам»[1], где происходит концентрация этих рыб, а не к миграционным путям. Тюлька, хамса и сельди в Азовском море собираются в огромные массы только в определенных местах и в определенные сезоны, и промысел их также происходит не на миграционных путях.

Концентрация сельдей на Мурмане, в Белом море, по западному и восточному побережьям Каспийского моря также строго детерминирована и ко времени и к пространству.

Лов сельди в Немецком море также происходит из года в год на одних и тех же весьма ограниченных участках моря.

Даже в таком небольшом водоеме, как Ладожское озеро, проявляется та же закономерность — концентрация рыбы в определенные сезоны на сравнительно очень ограниченных участках водоема. Траулеры, переброшенные сюда с Мурмана в 1932 г., вот уже несколько лет промышляют на одних и тех же местах — своего рода банках. В остальных участках озера рыба во все сезоны держится распыленно.

Наконец, даже в реках, например в дельте Волги, по исследованиям моей лаборатории, проходные рыбы — вобла, сельдь, крупный частик, поднимающиеся для нереста вверх по реке,— не идут сплошным равномерным потоком, а концентрируются в большие массы только в определенных, крайне характерных местах, и промысел их идет не повсеместно в реке, а приурочен именно к этим местам.

Выше мы показали, что обычные промысловые скопления рыбы не являются косяком; мы им присвоили название скопищ, сборищ; мы показали, что такими огромными массами рыбы не совершают и не могут совершать миграций, что подобные скопища рыбы образуются только в определенные сроки и в определенных местах и что промысел, наконец, мигрирующих рыб повсюду приурочен не просто к миграционным путям, а именно к этим местам концентраций.

В действительности, обычные наши промысловые стадные рыбы живут и совершают миграции мелкими косячками, стайками. Первоначально мы пришли к этому, изучая обычными в ихтиологии методами строение промысловых скоплений трески на банках и вне банок

[1] «Осередками» на Сев. Каспии называются отмели в предустьевой части Волги.

в Баренцовом море, и окончательно убедились в этом после изучения характера промысловых скоплений и их образования в Каспийском море, в особенности при изучении хода рыбы в р. Волге.

В самом деле, как иначе можно объяснить ту калейдоскопическую изменчивость и постоянную неоднородность вообще промысловых скопищ, о которой мы говорили выше? Или, в частности, как можно иначе объяснить несходство уловов двух противолежащих тоней, облавливающих один и тот же неширокий проток р. Волги? Как иначе можно объяснить ничтожность уловов в р. Волге на участке между двумя тонями, отстающими друг от друга на каких-либо 3—5 км, при наличии огромных уловов в районе самих тоней? Если бы рыба шла большими массами, сплошным потоком, то и в межтоневых участках она ловилась бы не хуже, чем на тонях, тем более, что в физико-географическом отношении (глубина, рельеф дна, распределение течений) межтоневые пространства часто более удобны для неводного лова, чем тоневые. Или, наконец, как иначе можно объяснить сильное снижение и даже полное прекращение в дневное или ночное время уловов какой-либо проходной рыбы в р. Волге, после того как она уже вошла в реку, например хорошо известное снижение уловов сельди в ночное время? Куда же исчезает сельдь в ночное время? Мы объясняем это следующим образом. В дневное время мелкие косяки сельди останавливаются в определенных участках реки (об этом мы будем говорить ниже), благодаря чему сельдь накапливается здесь в промысловых количествах, а ночью, наоборот, сельдь идет без задержек, не образуя скоплений, и поэтому плохо ловится на всех участках реки. Таким образом, сама миграция сельди совершается мелкими косячками.

В 1935 и 1936 гг. нам удалось организовать непосредственные и подводные наблюдения над строением и движением косяков стадных рыб. Наблюдения эти, правда, пока немногочисленны, но они полностью подтверждают те соображения, к которым мы пришли в результате многолетних кропотливых и громоздких исследований с помощью обычной методики ихтиологических исследований. Прежде чем излагать результаты этих наблюдений, сделаем небольшое отступление.

Известный советский гидрофизик В. В. Шулейкин, изучая полет птиц, в частности журавлей, пришел к выводу, что тот строй в виде угла, который принимает стая журавлей во время полета, обусловливается аэродинамическими условиями, возникающими в результате полета.

Он пришел на основании математического анализа к выводу, что все крупные птицы должны летать журавлиным строем, что угол этого строя, расстояние между птицами и скорость полета есть величины взаимосвязанные и константные. Под другим углом журавли не

могут лететь: птицы либо будут сбиваться в кучу, либо разлетаться в стороны. Таким образом, стая птиц во время полета представляет собой до некоторой степени единую аэродинамическую систему, и птицы принимают тот или иной строй во время полета не столько сознательно, сколько вынужденно. Мелкие птицы, по мнению Шулейкина, при полете должны принимать неправильный воробьиный строй. Шулейкин называет его «беспорядочным», однако с точки зрения аэродинамики «воробьиный» строй не менее закономерен, чем «журавлиный», и эта форма стаи является не менее жесткой аэродинамической системой при полете, чем стая в форме угла.

Шулейкин совершенно основательно полагает, что водные животные должны с еще большей необходимостью принимать при движении тот или иной строй, так как вода является более плотной средой, чем воздух. Крупные рыбы и водные млекопитающие должны, по мнению Шулейкина, принимать при движении журавлиный строй, а мелкие — воробьиный.

Наши непосредственные и водолазные наблюдения полностью подтверждают изложенные соображения Шулейкина.

В 1935 г. студент-практикант Московского университета Савилов, проводивший подводные наблюдения в Черном море, несколько раз видел стайки хамсы, которые, по его описанию, имели кометообразную форму диаметром 1 м. Когда он пытался взмахом сачка распугать такую стайку, то это ему не удавалось: стайка, не распыляясь, вся целиком, как некоторое единое целое, бросалась в сторону.

В 1936 г. научные сотрудники Каснин и Алексеенко, проводившие под моим руководством подводные наблюдения в Керченском проливе, отмечают, что хамса передвигается мелкими стайками, что даже внутри котла ставных неводов стайки сохраняют свою индивидуальность и что при движении стайка хамсы принимает кометообразную форму.

Благодаря достаточной прозрачности в некоторые дни воды в Керченском проливе мне посчастливилось самому непосредственно наблюдать строение и движение косяка хамсы и кефали. Стайки хамсы, по моим наблюдениям, насчитывают до 1000—1500 экземпляров, стайки кефали мелкой — до 100—150 экземпляров и крупной — до 50—70 экземпляров. При движении стайки и кефали и хамсы принимают обтекаемую форму; при быстром движении стайка принимает форму компактной кометки, при замедлении — форму полулуния; при остановке стайка теряет форму, и рыбки начинают двигаться в разные стороны.

Насколько мне удалось наблюдать непосредственно, а Каснину и Алексеенко при подводных исследованиях, рыбы в стайках тщательно подобраны по размерам. К этому мы пришли еще ранее на основании кропотливого биологического анализа уловов. Логически это

понятно: косяки стадных рыб, совершающих относительно далекие миграции, должны состоять из индивидов более или менее одинаковой мышечной силы, т. е. из индивидов одинаковых размеров, иначе косяк не будет представлять единую систему и при движении неминуемо распадется.

О группировке рыбы по размерам существуют немногочисленные указания и в литературе, однако представление о размерах косяка у авторов, высказывающих это положение, совершенно иное, чем у нас, так что вряд ли мы говорим об одном и том же явлении.

Мне приходилось несколько раз наблюдать при встрече двух косяков присоединение к косяку, состоящему из более крупных рыб, небольшого количества рыб более мелких от другого косяка. Однако приставшие мелкие рыбы быстро отставали, и, таким образом, косяк крупных рыб освобождался от рыб иного размера. Точно так же мне приходилось наблюдать полное слияние при встрече двух косяков, состоящих из более или менее одинаковых рыб, в один. Такой сдвоенный косяк оказывался также недолговечным и вскоре распадался на два.

Повидимому, именно таким путем происходит в природе подбор размеров самого косяка и подбор в нем рыб по размерам.

Итак, в противоположность скопищу, сборищу, косяк стадных мигрирующих рыб является образованием, весьма ограниченным по размерам и однородным по видовому и размерному составу рыб. В противоположность скопищу, сборищу, косяк может рассматриваться как некоторая биологическая категория, как простейший тип стада. Скопища, сборища рыб, наоборот, представляют собой скопление косяков разных видов и размеров рыб, причем, как увидит читатель ниже, скопление случайного порядка, в том смысле, что отдельные косяки в нем ничем между собой не связаны [1].

Образование промысловых скоплений (сборищ, скопищ), как правило, бывает в каждом водоеме дважды в году и хронологически приурочено к двум характерным гидрологическим моментам, именно: к началу прогрева воды (весенние концентрации) и к началу охлаждения (осенние концентрации).

Прогрев и охлаждение воды даже в одном и том же водоеме в разных точках и на разных глубинах наступают в разное время и протекают по-разному. Так, в Баренцовом море на западе — в области, интенсивно омываемой теплыми водами Гольфштрема, гидрологическая зима очень коротка, и два переломных момента — смена гидрологической зимы на лето и лета на зиму, сильно сближены; на востоке, наоборот, гидрологическая зима более продолжительна, и

[1] В. К. Солдатов сообщил мне, что, по его наблюдениям, скопления горбуши в р. Амуре состоят из отдельных, пространственно обособленных небольших косяков.

переломные моменты во времени сильно раздвинуты; на мелководьях процессы прогрева и охлаждения воды идут быстрее, на глуби — медленнее. Соответственно этому и промысловые скопления рыбы в разных районах моря происходят в разные сроки, но всегда, при ближайшем рассмотрении, они оказываются приуроченными к этим двум переломным моментам в гидрологическом режиме водоема.

Пространственно промысловые скопления рыбы всегда приурочены к определенным физико-географическим условиям: к определенной глубине, рельефу дна, системе течений и т. д.

Так, в Баренцовом море промысловые банки приурочены к 200 м изобате в западной части моря и к 50 м — в восточной. Вне этих глубин промысловых скоплений в Баренцовом море не обнаружено. В Ладожском озере промысловые скопления сигов приурочены к 20 м изобате. В Сев. Каспии промысловые скопления приурочены к 9—12 и 18—24 ф. и т. д.

Затем, промысловые скопления рыбы приурочены к определенному рельефу дна, именно к свалам. Рыбаки хорошо знают это и обычно перед постановкой сетей, ярусов или спуском тралов тем или иным способом нащупывают свал.

Далее, промысловые скопления приурочены к местам стыка вод разного физического и химического свойства и разного генезиса: в Баренцовом море — к стыку теплых гольфштремных вод с охлажденными переработанными баренцовскими («полярный фронт»); в Сев. Каспии — к стыку пресных вод Волги, Урала и других рек с морскими; в Ладожском озере — к стыку озерной воды с водами рек, в него впадающих, и т. д. Эту закономерность рыбаки также хорошо знают и производят лов вблизи этого стыка. Обычно линия стыка хорошо заметна, так как вода разного физического и химического свойства имеет разный цвет.

И, наконец, промысловые скопления рыбы приурочены к определенной системе течений, именно к таким местам, где последние имеют не прямолинейное направление, а образуют завихрения. Позволю себе несколько подробно остановиться на этом, так как выяснению значения гидродинамики в распределении рыб и других водных организмов обычно уделяется мало внимания со стороны исследователей, а между тем этот фактор во многих случаях является определяющим.

Для Баренцова моря Океанографическим институтом [1] составлена динамическая карта. Если на эту карту нанести промысловые банки, т. е. места, где периодически происходят промысловые скопления рыбы, то окажется, что последние совпадут с теми местами на ди-

[1] Соколов А. В., Динамическая карта Баренцова моря, Труды ГОИН, т. II, вып. 2, 1932; Зайцев Г. Н., Влияние гидрологических условий на рыбный промысел Гусиной банки, Труды ВНИРО, т. IV, вып. 1, 1936.

намической карте, где течения образуют завихрения. Это положение было проверено, по моей просьбе, Г. Н. Зайцевым для Гусиной банки путем детального изучения распределения трески на этой банке в зависимости от течений. Оказалось, что треска на этой банке действительно концентрируется только в тех местах, где течения образуют завихрения.

Область «полярного фронта», к которой, как указывалось выше, приурочены промысловые банки в Баренцовом море, благодаря и рельефу дна и стыку вод как раз изобилует подобной системой течений.

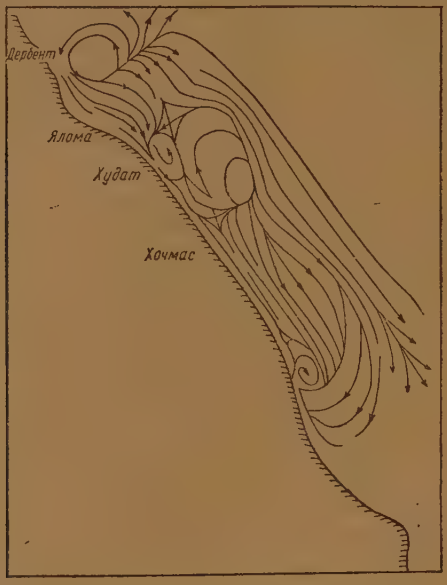
В Сев. Каспии промысловые скопления приурочены к весьма причудливой линии свала, к линии стыка речных вод Волги и Урала с морскими, причем к таким местам свала, где несколько большие глубины вдаются в виде подводных заливов в мелководную зону, т. е. промысловые скопления рыбы приурочены к такой области, которая теоретически должна изобиловать течениями вихреобразного характера. Гидрологические работы, проведенные Штокманом и Горским, доказали наличие здесь сложной системы течений, изобилие течений вихревого порядка и крайнюю изменчивость течений под влиянием ветров. Промысловые наблюдения Резника в этом же районе показывают, что концентрация рыбы здесь усиливается в периоды смены течений, т. е. тогда, когда, теоретически рассуждая, должны в максимальной степени возникать вихревые течения, и резко падает в периоды установившегося течения.

По кавказскому побережью Каспия схема течений такова. При отсутствии ветрового возмущения вдоль кавказского побережья, приблизительно на расстоянии 10—20 миль от берега, прижимаясь к свалу больших глубин, идет постоянное течение с N на S. В береговой зоне возникают компенсационного порядка обратные течения, которые не имеют здесь (и не могут иметь в мелководной зоне) прямолинейного направления, а образуют сложную систему завихрений. Под влиянием ветра картина течений в Каспийском море, в особенности в береговой мелководной зоне, резко меняется. Сильные ветры довольно быстро вызывают систему прямолинейных течений разных скоростей в направлении ветра, однако в начале возмущения и при затухании последнего, а также при смене ветров в береговой зоне возникает масса резко выраженных вихрей. На фиг. 8 изображена одна из картин такой системы неустановившихся течений по инструментальной съемке вертушкой Экмана, сделанной в течение короткого промежутка времени [1]. Промысловые наблюдения показывают, что в моменты неустановившихся течений, т. е. в начале развития сильных ветров и в момент их затухания, а также при смене ветров концен-

[1] Изучение течений производил гидролог азербайджанского отделения института В. А. Бланк; им же сделан и рисунок. Такие съемки течений производились многократно.

трация рыбы значительно повышается. Это хорошо известно практикам-хозяйственникам и ловцам, и после каждого шторма они спешат выметать невод.

В Азовском море и в Керченском проливе подобных детальных инструментальных исследований течений не производилось, однако



Фиг. 8. Схема поверхностных течений (линий тока) по азербайджанскому побережью Каспия по съемке 17—19/VI 1936 г.

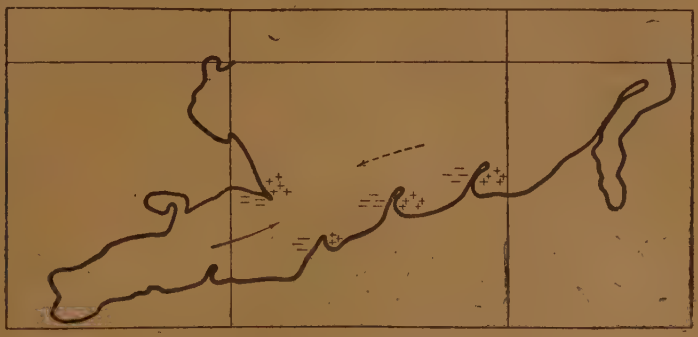
достаточно посмотреть на географическое размещение промысла, чтобы убедиться, что и здесь промысловые скопления рыбы приурочены к системе течений вихревого порядка.

На фиг. 9 дана схема географического размещения промысла в Азовском море, а на фиг. 10 — в Керченском проливе; сплошной стрелкой обозначено направление преобладающих течений, прерывистой — обратных, более редких; крестиками — распределение промысла при постоянном течении, черточками — при обратном.

При рассмотрении этих схем прежде всего бросается в глаза, что промысловые скопления в этих районах располагаются у выдающихся в море мысов и кос, причем с затишной стороны, т. е. там, где теоретически должны возникать завихрения.

В Керченском проливе при ветрах северных румбов хорошие уловы дают орудия лова, расположенные с южной стороны мысов и кос; при ветрах южных румбов, наоборот, хорошие уловы дают орудия лова, расположенные с северной стороны мысов и кос.

В северной части Азовского моря при ветрах восточных и юго-восточных румбов хорошие уловы дают орудия лова, расположенные



Фиг. 9. Схема размещения промысла в северной части Азовского моря

с западной стороны мысов, при обратных ветрах — расположенные с восточной. Рыбаки хорошо знают это правило и руководствуются им при постановке орудий лова. После штормов и в этом районе уловы

Фиг. 10. Схема размещения промысла в северной части Керченского пролива

значительно повышаются, и это также хорошо знают рыбаки.

Наиболее эффективные результаты приуроченности скоплений рыбы к системе течений вихревого порядка получены нами при изучении движения рыбы в р. Волге.

Русло Волги, как и всякой реки, протекающей в низменности, в особенности среди рыхлых пород, имеет извитую (меандрическую) форму. В таком русле течения не имеют и не могут иметь прямолинейного направления. Отражаясь то от одного, то от другого берега, течения на некоторых отрезках реки идут прямолинейно, на других — образуют завихрения. В местах, где течения образуют зави-

Фиг. 11. Течения на ямах (бороздинах) в дельте Волги по определению методом свободно плавающих поплавков

хрения, дно реки углубляется и образуется яма (бороздины) вытянутой по течению реки формы; где течения имеют прямолинейное направление, там, наоборот, образуются отмели — перекаты. Ямы и перекаты более или менее правильно чередуются в реке. Ямы всегда прижаты к вогнутому берегу реки.

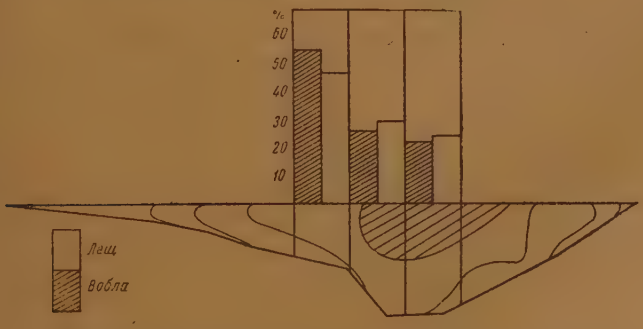
Наши наблюдения показывают, что перекаты, следовательно участки реки, где течения имеют прямолинейное направление, косяки рыбы проходят быстро, не задерживаясь, и поэтому на перекатах рыбы никогда не накапливается в больших количествах; наоборот, на ямах, где течения образуют завихрения[1] (фиг. 11), косяки рыбы задерживаются, и поэтому здесь образуются иногда очень мощные

[1] Исследования течений на ямах производились гидрологом А. В. Соколовым; им же сделан рисунок.

скопления рыбы. Неводной и плавной сетной лов в дельте Волги базируется исключительно на облове рыбы, накапливающейся на бороздинах. Все тони (несколько сотен) и плава (тоже несколько сотен) в дельте расположены на бороздинах; тони обычно располагаются, по техническим соображениям, на противоположном отмелом пологом берегу. На фиг. 12 дана схема распределения в реке бороздин и тоней.

Фиг. 12. Схема распределения ям (бороздин) и тоней в дельте Волги

Проведенные моим учеником Ю. В. Мартинсеном многочисленные опытные лова и анализ уловов ловецких сетей показывают, что распределение рыбы в реке целиком зависит от гидродинамических особенностей отдельных участков реки. На фиг. 13 изображены результаты количественного распределения воблы и леща на участке одной тони в дельте. Как видно из фигуры, распределение воблы полностью соответствует гидрометрическому профилю реки.



Фиг. 13. Распределение воблы и леща по профилю реки. Дельта Волги, тоня Первомайская, весна 1935 г.

Мы уже раньше указывали, что уловы и противолежащих тоней и тоней, лежащих рядом, сильно отличаются между собой не только по величине, но и по видовому и размерному составу. Больше того, в 1935 г. несколько раз нами были собраны за путину пробы по темпу роста воблы на разных тонях. Изучение этого материала моей ученицей С. Г. Зуссер показало, что даже по темпам роста вобла, собранная на разных тонях и на одной и той же тоне в разные сроки, оказалась отличной, причем отличия эти оказались настолько

большими, что можно было бы по этому признаку отнести собранные образцы к разным расам, между тем о различных расах воблы здесь и речи быть не может. В данном случае мы имеем проявление двух закономерностей, установленных нами выше: группировки косяков рыбы по размерам (а следовательно, и по темпам роста), с одной стороны, и сортировки косяков в реке под влиянием течений — с другой.

Нам хочется особо подчеркнуть этот факт, чтобы показать, насколько опасно основывать те или другие суждения даже на таком признаке, как темпы роста, не учитывая факта косякования рыбы по размерам.

Если рыбы в косяках подбираются по размерам, что для меня не подлежит сомнению, то совершенно понятно, что в косяки будут подбираться рыбы с одинаковыми темпами роста, с одинаковым числом позвонков, лучей в плавниках, жаберных тычинок и т. д. потому, что признаки эти между собой коррелятивно связаны. Нам думается, что существующие большие противоречия между исследователями по вопросам рас сельдей Северного моря, трески Баренцова моря, воблы Каспийского моря и других рыб в значительной степени есть результат именно недоучета тех следствий, которые вытекают из факта группировки рыб в косяки по размерам.

Итак, мы установили выше, что мелкие косяки рыб разных видов и размеров в определенные сроки собираются на определенных местах в водоеме в большие промысловые скопления; мы установили, что по срокам образование скоплений (сборищ, скопищ) приурочено к сменам водного климата, а географически — к местам завихрения течений в водоеме.

Каковы же причины, побуждающие мелкие косяки, собираться в большие скопища?

Мысль, что на банках, осередках и вообще в местах концентрации — будь это в открытом море или в береговой зоне — рыба скопляется для питания, должна быть оставлена. Во-первых, промысловые банки являются слишком ограниченными участками моря, совершенно недостаточными, чтобы прокормить то количество рыбы, которое периодически скопляется на них; во-вторых, по своей кормности они в большинстве случаев уступают окружающим районам; в-третьих, судя по наполнению желудков, питание рыб в момент концентрации не усиленное, а ослабленное; усиленное питание, наоборот, наблюдается как раз в моменты распыленного существования косяков, и, наконец, сборища, как правило, бывают только дважды в году и отличаются совершенно недостаточной для нагула продолжительностью.

Не являются сборища и нерестовыми. Нерестовые скопления мы вообще исключаем в данном случае из сферы своих рассуждений и

имеем в виду только те скопления, в образовании которых участвуют разные возрасты рыб, в том числе и неполовозрелые.

Занимаясь этим вопросом продолжительное время, мы пришли к выводу, что промысловые скопления, скопища, сборища образуются благодаря задержке мелких косяков во время миграции на определенных местах для отдыха. В этом мы особенно убедились, изучая движение рыбы в реке. Рыба во время своих миграций затрачивает большую энергию на преодоление сопротивления воды и нуждается, как всякий живой организм, в периодическом отдыхе. Благодаря задержке косяков на определенных местах для отдыха, в этих местах образуются накопления косяков и образование скопищ.

Если принять такое объяснение, то становятся понятными и та крайняя неоднородность и изменчивость видового и размерного состава скопищ, о которой мы достаточно подробно говорили выше, и их приуроченность географическая (к завихрениям течений) и хронологическая (к моментам перемены водного климата).

В нашем понимании миграция стадных рыб имеет некоторое сходство (конечно, только сходство) с перелетом птиц. Хронологически перелет птиц приурочен к моментам перемены наземного климата. Сам перелет, как известно, птицы совершают мелкими стаями; на конечных и промежуточных станциях стайки птиц задерживаются для отдыха, и здесь, благодаря этому, образуются скопления (сборища) птиц, кстати сказать, столь же неоднородные и изменчивые по видовому и размерному составу, как и промысловые скопления рыб.

Миграция рыб также вызывается переменой климата, в данном случае водного: сама миграция совершается мелкими косячками; на промежуточных же и конечных станциях косячки задерживаются для отдыха, и здесь, благодаря этому, образуются скопления рыбы.

Миграционные пути рыб, повидимому, так же как и птиц, сложились исторически.

Для отдыха рыбы избирают такие районы, где течения образуют характер завихрений, потому что именно эта система допускает отдых, как наиболее затишная в том отношении, что только при этой системе течений не происходит обратного сноса и распыления косячков при прекращении рыбами усиленных движений хвостом и другими плавниками. Нужно думать, что при отдыхе рыба производит самые незначительные движения плавниками, необходимые лишь для поддержания тела в определенном положении.

Под впечатлением высказанных мною соображений о причинах образования промысловых скоплений ассистент Московского университета Я. А. Белогуров [1] провел ряд опытов по изучению явлений утомления и отдыха у некоторых пресноводных рыб. Опыты произ-

[1] Результаты опытов были доложены в Институте рыбного хозяйства и океанографии в феврале 1935 г.

водились в небольшом круглом аквариуме, в котором создавалось непрерывное движение воды. Эксперименты показали, что рыбы действительно обнаруживают явления утомления и при продолжительном воздействии на них течений уходят в затишную зону.

Птичьи стаи, по мнению авторитетных орнитологов, сохраняют свою индивидуальность и остаются постоянными в течение всего перелета: на промежуточных станциях перегруппировок стай не происходит. Это положение высказывалось с полной определенностью, например, известным советским орнитологом, недавно скончавшимся М. А. Мензбиром. Что касается рыбьих косяков, то в отношении них этот вопрос остается неизученным. Вероятно, и у рыб косяки сохраняют свою индивидуальность в течение всего миграционного пути; в противном случае скопища не были бы столь неоднородны и изменчивы по видовому и размерному составу, каковы они есть на самом деле. Только отсутствием перемешивания косяков в скопищах можно объяснить эту пестроту и изменчивость. Мы уже указывали ранее, что даже в котле ставных японских неводов, согласно подводным наблюдениям, косяки хамсы сохраняют свою индивидуальность. Таким образом, рыбий косяк является достаточно стойким образованием. Нам кажется, что перегруппировка рыбьих косяков происходит только на нерестилищах; в остальное же время своего существования они сохраняют свою индивидуальность и постоянство.

Остановимся в заключение в нескольких словах на поведении рыбы в местах скоплений.

Нам кажется, что в самом начале статьи мы привели достаточную аргументацию для доказательства того, что скопища не совершают и не могут совершать прямолинейных передвижений на сколько-нибудь дальние расстояния. Непосредственные наблюдения и наблюдения подводные показывают, что и отдельные косяки в местах скопления не имеют направленных движений. По меткому выражению каспийских рыбаков, рыба в местах скопления «клубится». Этот термин, по-моему, как нельзя лучше передает сущность характера поведения рыбы в местах скопления. Между прочим, характер поведения рыбы вне мест скопления — просто, на так называемых миграционных путях — те же рыбаки характеризуют словом «цедится».

Об отсутствии направленного движения косяков рыбы в местах скопления, о том, что рыба здесь действительно «клубится», говорят и наблюдения над тем, с какой стороны объячеивается рыба в ставные и плавные сети. Если бы рыба в промысловых скоплениях имела прямолинейное движение, то она попадала бы в ставные сети с ходовой стороны. На самом деле этого нет. Рыба в ставные сети всегда попадает только со стороны течения. Так, в р. Волге рыба попадает в ставные сети только с «верхов», как говорят рыбаки, т. е. со стороны течения, несмотря на то, что весной рыба поднимается вверх

и должна была бы попадать, следовательно, снизу. То же самое и в Сев. Каспии рыба попадает в ставные сети всегда с верхов, т. е. со стороны течения, как будто бы она идет не в реку, а из реки; в сети, поставленные «фитилем», когда сеть, закрепленная за один конец, располагается по течению, рыба попадает и в реке и в предустьевой зоне почти равномерно с обеих сторон. В плавные сети в реке рыба попадает, конечно, только со стороны, обращенной вниз по течению, и это понятно: плавные сети в данном случае накрывают рыбу. В море, где течения не так определенны и сильно выражены, как в реке, даже в плавные сети рыба попадает с обеих сторон. Это явление отмечает и Крехем для Северного моря, однако он придумывает для объяснения этого очень сложную и малоубедительную теорию «испуга». Не будем вдаваться в критику этой теории: читателю и без того ясно, что, с точки зрения нашей концепции, эта теория совершенно неприемлема.

Изложенные выше факты объячеивания рыбы не с той стороны, с которой она теоретически должна была бы объячеиваться, говорят за то, что рыба в местах концентраций — скоплений — не имеет прямолинейного движения, а беспорядочно блуждает, действительно здесь отдыхает.

Между прочим, в момент движения косяков, когда косяки при движении принимают обтекаемую форму, рыба изумительно пуглива, и даже при взмахе руки косяк весь бросается в сторону; наоборот, в момент прекращения движения, когда рыбки, составляющие косяк, начинают блуждать в разные стороны, рыба не обнаруживает такой осторожности. Может быть, такое различное поведение рыбы в момент организованного коллективного движения и в момент отдыха является отчасти (помимо различной степени концентрации рыбы) причиной ничтожных уловов рыбы на миграционных путях и, наоборот, больших уловов в местах скопления.

На этом мы позволим закончить изложение своих взглядов на строение косяков стадных рыб. Наши взгляды по этому вопросу, как видит читатель, очень сильно отличаются от существующих и на первый взгляд покажутся парадоксальными. Я отнюдь не считаю высказанные соображения во всех своих частях окончательно доказанными. Наоборот, многие моменты для меня самого неясны, и я ставлю ближайшей задачей своей лаборатории решение этих вопросов. Однако существующие представления о строении косяков стадных рыб совершенно неудовлетворительны, с чем согласится, мне кажется, каждый непредубежденный читатель.

Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии.
Москва.

Поступило в январе 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Горский Н. Н., Течения Северного Каспия, Изд. Научно-промысловой разведки Сев. Каспия, Сталинград, Крайгиз, 1936.

[2] Ghraham, Journ. d. Conseil, 1931.

[3] Месяцев И. И., О структуре косяков трески. Труды Инст. рыбн. хоз. и океанографии, IV, 2, 1936.

[4] Резник А. Н., Поведение рыбы на «осередках» в Сев. Каспии.

[5] Штокман В. Б. Предварительный отчет о гидрологических работах в сев.-зап. части Каспийского моря на м/р «Нгуш» в 1934 г. (ВНИРО, рукопись).

I. I. MESIAZEW. THE CONSTRUCTIONS OF SHOALS (KOSIAKS) OF GREGARIOUS FISH

SUMMARY

The conception of a shoal (kosiak) is not worked out in the ichthyological literature at all, only occasionally we happen to come across remarks on this question in the ichthyological literature.

The word «shoal» is frequently modified by different adjectives such as «thick», «dense», «rarefied», «mobile», «stationary» and so on, but the conception of a shoal does not become clearer for all this. It is quite unknown whether a shoal of fish is limited and constant in its dimensions and composition; if it consists of fish of equal size and age; if it has any geometrical form while in movement or standing still; or if, the contrary, a shoal is an accidental concentration of fish, variable and irregular in its characteristics. Our notion about all this is extremely nebulous, contradictory and elementary, but nevertheless the conception «shoal» is one of the most important for theoretical and economic ichthyology, not less important than the conception of the cell for general biology or the conception «biocenosis» for the biocenology. It is quite evident that, without making this fundamental conception more precise, without knowledge about the structure of shoals about their behaviour at different periods of their existence, their migration, etc., there would be no possibility of speaking about races, speeds of growth fluctuations, or stores; of working out predictions for industrial fisheries; and, finally, of giving a thoroughly proved biological basis for a technical reconstruction of industrial fisheries which is the principal problem of Soviet ichthyology.

Considerations concerning the construction of shoals of gregarious fish presented in the present article, are a result of special observations by the author and his pupils during many years concerning different gregarious commercial fishes in different waters of the Soviet Union. Recently, the author used diving technique for the study of the construction of shoals of fish. Now the author and his pupils are working out methods of experimental verification in special basins of the principal opinions set forth in the present paper.

The principal theses of the author about the construction of shoals of gregarious fish are the following:

1. Shoals (kosiaks) of gregarious commercial fish, making migrations, are very limited with respect to the number of fish composing them.

2. Shoals of gregarious fish are homogeneous with respect to the species and size of the fish. The fish in a shoal are carefully selected by their size. This means that the fish in a shoal are selected not only on the basis of size, but also for other properties which are correlated with size: number of vertebrae, rays of the fins, filaments of the gills ard other properties, and also the growth rate. It is necessary to take this circumstance into consideration when passing judgement upon races, migrations and so on.

3. Gregarious migrating fish live normally and migrate in small shoals.

4. As submarine observations show, a shoal has a streamlined form when moving: during a quick movement — the form of a regular racket, during a slow one — the form of a crescent. When the shoal stops, he looses its form, and the fish begin to run in all directions.

5. The streamline form of a shoal in movement, the selection of fish in it according to their size and the limitation of the number of component fish are the result of those hydrodynamic conditions which are created during the joint motion of fishes in water.

6. The accumulation of fish by industrial fisheries is the result of the concentration at certain seasons of numerous small shoals of different species and sizes of fish in extremely limited sections of water.

Industrial fisheries' accumulations are as a rule, extremely diverse and varied with respect to the selection of fish according to their species and size, and unlimited with respect to the number of fish composing these concentrations.

7. The formation of the concentrations by industrial fisheries is determined strictly chronologically and geographically. The chronological formation of concentrations is adapted to the times when the water climate changes — winter to summer (spring concentrations) and summer to winter (autumn concentrations). Geographically the concentrations of fish are adapted to certain physico-geographical conditions, to a certain depth and the contour of the bottom, to areas of union of waters of different physical and chemical nature (warm and cold, saline and fresh, marine and fluvial) etc., and, above all, to such places where the watercourses are not straight, but form whirlpool. The author proves the correctness of the last statement by many instances.

8. The concentration of fish is not timed to their fattening, because the dissection of their stomachs shows, that, on the contrary, during this period their nutrition is decreased.

These concentrations also are not connected with the time of, or before, spawning, because adult fish as well as young ones take part.

The author advances a hypothesis that the trade fisheries concentrations of fishes are a result of detention for rest of small shoals in certain places during their migration.

In the interpretation of the author the migration of fish resembles to some extent the migration of birds. The migrations of birds occur as a consequence of change of seasons, in the given case, on the surface of the earth. During these migrations the birds fly in small flocks. At terminal and intermediate stations the little flocks of birds are detained and in consequence of this there are formed large concentrations of birds which are also not homogeneous with respect to their kinds and sizes.

9. In concentrations, the separate shoals keep their individuality and do not mingle with others. The author supposes that a new grouping of shoals takes place only during the period of spawning in the places of spawning.

10. The author makes a sharp distinction between two conceptions — the shoal and the concentration (gathering, accumulation).

A shoal with all its distinctive marks (homogeneity of species and size of fish, relatively constant number of fish) is a biological category — the elementary form of the head. The accumulation, on the contrary, according to all its characteristics (the dissimilarity of kinds and sizes of the fish in it, its variability and its lack of limitation of the number of fish) is not a biological category, but simply a casual, temporary gathering of separate shoals, casual in that these shoals are in no way connected with each other.

11. In concentrations these shoals have no definite movement, but roam in different directions.

12. The concentrations themselves cannot move from one place to another as a unit for any considerable distance. The movement of such a shapeless mass of fish can be called more appropriately an irregular flowing from one side to another.

13. Industrial fishing is not carried out everywhere on the courses of migration, but only where the concentrations of shoals are observed.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. М. СЕРГЕЕВ

О ФИЛОГЕНИИ НЕКОТОРЫХ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ПРИСПОСОБЛЕНИЙ РЕПТИЛИЙ

I. О филогении яйцевых оболочек амфибий и рептилий

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

Указывая во введении на важность для понимания эволюции позвоночных изучения вопроса об эволюции эмбриональных приспособлений рептилий и малую изученность этого вопроса, автор в четырех главах разбирает: в I — приспособления современных амфибий к размножению вне воды, во II — строение яйцевых оболочек амфибий (причем находит в некоторых из них провизорные волокнистые структуры), в III и IV — строение яйцевых оболочек рептилий (волокнистой и известковой).

В заключение излагаются соображения об эволюции яйцевых оболочек амфибий и о путях образования структур, характерных для рептилий.

Введение

Уже в «Происхождении видов» Дарвина имеются указания на тот очевидный факт, что естественный отбор действует на всех стадиях развития организма.

Общеизвестные примеры прогрессии размножения являются блестящей иллюстрацией этого положения, ибо именно смертность, вследствие борьбы за существование, среди яиц, мальков и т. д. снижает потенциально чудовищное количество детенышей до существующего уровня.

Как показали А. Н. Северцов (1917) и С. А. Северцов (1930, 1932), в вопросах динамики популяции и, в частности, прироста стада чрезвычайно важную роль играет количество потомков, доживающих до половой зрелости, т. е., другими словами, смертность потомков до достижения этого состояния.

Если обратиться к тому, какими способами достигается это чрезвычайно важное для процветания вида повышение количества доживающих до половой зрелости молодых, то можно наметить в этом отношении следующие основные направления:

1) откладку яиц в защищенных местах, охрану их родителями и т. д., т. е. защиту яиц от врагов-хищников;

2) увеличение количества откладываемых яиц;

3) изменение физиологических условий, в которых развивается яйцо, т. е. насиживание, развитие яиц на или в теле матери, всасывание ими ее выделений и т. д.;

4) изменение экологии личинок и молодых;

5) появление в яйце и у личинок защитных образований;

6) ускорение развития.

Если первые два пути, указанные нами, могут и не сопровождаться изменениями в морфологии и физиологии яиц и личинок, то изменения физиологических условий развития, экологии молоди и т. д. влекут за собой и, с другой стороны, определяются наличием у изменившейся онтогенетической стадии тех или иных приспособлений к новым условиям существования.

Очевидно, что, чем более многосторонни приспособления яиц, эмбрионов, личинок и т. д. к условиям их существования, тем большее количество молодых из данного поколения доживает до половой зрелости, а отсюда — тем больший получается прирост стада, без каких-либо изменений взрослых особей.

Прирост же количества особей является, по А. Н. Северцову (1935), одним из признаков биологического прогресса, так как влечет за собой перенаселение, имеющее следствием завоевание видом новых территорий, распадение вида на подчиненные систематические категории в связи с приспособлением к новым условиям и т. д.

Среди четырех путей, коими достигается биологический прогресс, А. Н. Северцов указывает на «путь ценогенезов» (т. е. эмбриональных приспособлений), замечая, «что огромное большинство примитивно построенных форм... смогли дожить до наших дней вследствие своих эмбриональных приспособлений» (Северцов, 1935).

Из сказанного достаточно ясна весьма важная роль, которую играют приспособления яиц, эмбрионов, личинок и т. д. в эволюции.

Несмотря на то, что эмбриональные приспособления сыграли существенную роль в эволюции очень крупных групп животных, внимание, которое было им уделено исследователями, совершенно недостаточно, хотя уже у старых авторов можно найти отдельные указания на возможность появления в эволюции того или иного эмбрионального приспособления.

Один из основоположников «биогенетического закона» Фр. Мюллер придавал чрезвычайно серьезное значение приспособлениям, выработавшимся в борьбе за существование у личинок, размерам яиц в связи со степенью развития выходящих из них личинок и т. д., рассматривая эти явления (например, наличие гусеницы в онтогенезе высших насекомых) как эволюционные и эволюционирующие изменения определенных стадий развития, независимые от изменений взрослых животных.

Э. Геккель, также коснувшийся вопроса об эмбриональных приспособлениях в своем «биогенетическом законе», сыграл скорее отрицательную роль в деле их изучения.

Известно, что Геккель именовал эмбриональные приспособления «ценогенезами», причем это понятие определялось следующим образом.

«Ценогенетическими процессами, или нарушением эмбрионального развития, мы называем все те процессы в истории развития, которые нельзя свести на такое наследование от стародавних форм предков, но которые присоединились к первоначальной истории развития, вследствие приспособления зародышей или личинок к определенным условиям эмбрионального развития. Эти ценогенетические явления суть чуждые прибавки, которые ни в коем случае не позволяют делать заключений о соответствующих процессах при эволюции ряда предков, а скорее фальсифицируют и скрывают от нас познание последних» (цитировано по А. Н. Северцову, 1922).

В этом определении имеются два основных положения, первое из которых гласит, что ценогенез изменяет или уничтожает рекапитуляцию, т. е. повторение развивающимся зародышем стадии некоего взрослого предка; второе указывает, что ценогенезы являются эмбриональными приспособлениями. К определению ценогенезов Геккель привлек, следовательно, два принципа: функциональный (ценогенезы-эмбриоадаптации) и исторический (ценогенезы-новообразования, изменяющие рекапитуляцию), что привело в дальнейшем к чрезвычайной путанице в понятиях.

Однако одна черта весьма характерна для истории вопроса о ценогенезах: они всеми рассматривались лишь как антитеза палингенезов, лишь как нарушители рекапитуляции, их же самостоятельное, чрезвычайно важное значение в эволюции обычно не затрагивалось совершенно. Более того, отдельные работы, трактовавшие вопросы возникновения и эволюции тех или иных «ценогенезов» [например, Хубрехт (Hubrecht, 1895), Райдер (Ryder, 1886), Шауинсланд (Schauinsland, 1903) — все по развитию амниона], находились в противоречии с господствующей точкой зрения на ценогенезы, как явления нефилогенетические и биогенетическому закону не подчиняющиеся.

Поэтому чрезвычайно важны в вопросе об эмбриональных приспособлениях взгляды А. Н. Северцова (1922, 1912), затронувшего эту проблему в связи с теорией филэмбриогенеза.

Основные его выводы заключаются в следующем:

«1. Ценогенезами мы называем приспособительные к условиям эмбриональной жизни изменения в органах, функционирующих в течение эмбрионального развития. Ценогенетические органы и признаки биологически важны для зародыша в период развития и с а м и

по себе не имеют непосредственного значения для взрослого организма.

2. Все ценогенезы развились филогенетически, в связи с эволюцией эмбрионального процесса у многоклеточных животных».

Далее А. Н. Северцов дает следующую классификацию ценогенезов с точки зрения их происхождения:

I. Ценогенезы, развивающиеся из эмбриональных зачатков, имеющих проспективное значение для органов будущего взрослого организма.

Причем либо: а) ценогенетическую функцию несет здесь зачаток, превращающийся с потерей ценогенетической функции в орган взрослого; либо: б) некоторая часть зачатка дифференцируется в провизорный орган, затем редуцирующийся, в то время как другая часть зачатка развивается в орган взрослого.

II. Ценогенезы, развивающиеся из органов и частей, бывших некогда органами взрослых форм, это — либо: а) ускорение функции таких органов взрослого животного, которые у потомков начинают функционировать очень рано, причем в дальнейшем орган превращается в орган взрослого; либо: б) орган взрослых предков, сохраняясь у личинок как ценогенез, атрофируется у взрослых потомков.

Таким образом у А. Н. Северцова мы встречаем следующие крайне важные соображения: во-первых, то, что для определения ценогенезов им применяется только один функциональный критерий, а не два, как то было у Геккеля и др., и, во-вторых, что все ценогенезы развились филогенетически, т. е. ценогенез является такой же частью филогенеза, как и орган взрослого животного.

Суммируя вышеуказанное, мы можем отметить, что современная эволюционная теория, с одной стороны, осознала огромную важность эмбриональных приспособлений, как образований, способствующих повышению нормы доживания, т. е. в конечном счете биологическому прогрессу вида или группы. С другой стороны, критика биогенетического закона и анализ его понятий показали, что нефилогенетические и не подлежащие применению биогенетического закона «ценогенезы» — эмбриональные приспособления — в действительности имеют свой собственный филогенез.

Однако фактическому изучению филогении эмбриональных приспособлений до сего времени почти совершенно не уделялось внимания, да и сами эмбриональные приспособления в большинстве случаев очень плохо изучены.

Пренебрежительное отношение большинства исследователей к эволюции эмбриональных приспособлений становится в особен-

ности очевидным при рассмотрении эволюции рептилий, вернее вопроса об их происхождении от амфибий.

Как известно, признаки, отличающие первых от вторых, достаточно многообразны и охватывают большое число органов: кожу, строение легких, сердце, кровеносные сосуды, почки и т. д., причем возникновение этих отличительных особенностей в литературе освещено довольно полно.

Однако главную роль в эволюции рептилий, повидимому, сыграли различные эмбриональные приспособления.

А. Н. Северцов (1935) пишет, что: «Заселение суши в собственном смысле этого слова было осуществлено уже рептилиями, и основными факторами их эволюции были такие изменения способа размножения, которые позволили им далеко удаляться от водных бассейнов и освободили их от необходимости периодически возвращаться в воду, т. е. делаться в период размножения водными животными и проводить период личиночного развития в водной среде».

Основными эмбриональными приспособлениями рептилий следует считать следующие:

1) огромное сравнительно с амфибиями количество желтка;

2) «прямое», т. е. протекающее целиком в яйце, развитие зародыша, без стадии свободноживущей личинки, каковая имеется, как правило, у амфибий;

3) наличие плотных волокнистых, а иногда, кроме того, и известковых защитных оболочек на яйцах рептилий в противоположность слизистым оболочкам яиц амфибий;

4) амнион;

5) аллантоис.

Из них только относительно амниона и аллантоиса имеются гипотезы, пытающиеся установить их эволюцию. Что же касается возникновения большого количества желтка, «прямого» развития и в особенности плотных яйцевых оболочек, то здесь почти совершенно отсутствуют хотя бы даже самые общие соображения об их возникновении.

Нечего и говорить, что сравнительного изучения и сопоставления между собой различных эмбриональных приспособлений с целью установления порядка их появления в эволюции, за исключением нескольких общих фраз в заключительной главе учебника Циглера (Ziegler, 1902), произведено не было.

В предлагаемой работе собраны некоторые материалы по этому трудному вопросу и сделана попытка их сопоставления, причем основное внимание мною обращено на вопрос о филогенетическом возникновении твердых яйцевых оболочек у рептилий, как наиме-

нее разработанный и вместе с тем весьма важный для понимания эволюции рептилий.

Настоящая работа выполнена в лаборатории эволюционной морфологии Научно-исследовательского института зоологии Московского государственного университета.

Считаю долгом выразить всем сотрудникам лаборатории, в особенности моему руководителю проф. Б. С. Матвееву, свою самую искреннюю благодарность за советы и указания в работе.

ГЛАВА ПЕРВАЯ

О ПРИСПОСОБЛЕНИИ АМФИБИЙ К НАЗЕМНОМУ РАЗВИТИЮ

Для уяснения вопроса о происхождении эмбриональных приспособлений рептилий, возникших при переходе от «водного» развития яиц к их развитию на суше, некоторую помощь может оказать рассмотрение аналогичных приспособлений у современных амфибий.

Ниже приводится краткий обзор амфибий, выработавших те или иные приспособления для развития вне воды или в условиях маленьких водоемов, ибо имеющаяся сводка (Wiedersheim, 1900) настолько устарела по сравнению с современным состоянием наших знаний, что может иметь лишь историческое значение. С другой стороны, в книге G. Kingsley Noble (1931) вопрос о развитии вне воды затрагивается лишь попутно и не может служить для наших целей.

Изучение вопроса о размножении амфибий на суше, помимо большого самостоятельного интереса, может помочь нам восстановить возникновение в течение эволюции некоторых эмбриональных приспособлений у рептилий.

I. Gymnophiona

В группе Gymnophiona имеется несколько родов, откладывающих яйца, богатые желтком (характерные для всего отряда), на суше, в сырых местах или норах. У некоторых форм ♀ обвивает комок яиц, видимо давая им возможность впитывать влагу своих кожных выделений.

У некоторых видов из яиц вылупляются личинки, идущие в воду, где они доканчивают свой метаморфоз, у других форм метаморфоз выпал совершенно. Есть один яйцеживородящий род.

II. Urodela. Хвостатые амфибии

В наиболее примитивных семействах *Urodela-Hynobiidae* и *Cryptobranchidae* не имеется представителей, откладывающих яйца на землю. Семейство *Ambystomidae* содержит один вид — *Ambystoma*

opacum, откладывающий яйца на суше, причем ♀ обвивается вокруг них после откладки. Выходящие личинки сносятся дождевыми водами в близлежащие водоемы. Кроме этого вида, *Amb. jeffersoniana* также иногда откладывает яйца на сушу у воды.

Среди саламандр — *Salamandridae* — два вида являются яйцеживородящими, причем у *Salam. salamandra* развитие молоди в яйцеводах доходит до стадии личинки, которая и выметывается в воду.

У *Salam. atra*, имеющей меньшие по размеру яйца, зародыш проделывает в яйцеводе ♀ развитие и метаморфоз, причем пищей ему служат остаточные (абортивные) яйца.

В семействе *Amphiumidae* оба вида его единственного рода, приспособленного к водному образу жизни, кладут яйца на суше, вблизи воды, причем ♀ обвивается вокруг них.

Семейство *Plethodontidae* включает целый ряд форм, в той или иной степени приспособившихся к наземному существованию. В роде *Desmognathus*, наряду с откладывающим яйца в воду *Desm. nigromaculata* и лишь случайно кладущим яйца вне воды *D. phoca*, имеется вид *D. fuscus*, кладущий яйца всегда вне воды в углублениях между камнями, в 1—2 фута от берега. Личинки у всех развиваются в воде. *Plethodon cinereus* и *Pl. glutinosus* откладывают свои яйца в виде кучек: первый в трещины древесных стволов и второй в пустоты между камнями. Сходен образ жизни у родов *Batrachoseps*, *Oneides* и *Ensatina*, разнящихся в этом отношении лишь деталями строения яйцевой капсулы. Для всех трех родов характерны небольшое число очень крупных яиц и развитие без превращения.

Виды рода *Hemidactylum* прилепляют яйца ко мху и другим растениям, свешивающимся над водой заросших прудов. Личинки, вылупляясь, падают в воду. Наконец, роды *Spelerpes*, *Hydromantis*, *Oedipus* — яйцеживородящие.

III. Anura. Бесхвостые амфибии

Переходим теперь к более богатому видами отряду *Anura*.

Семейство *Liopelmidae* интересно тем, что один (из двух, его составляющих) род — *Ascaphus* — выработал внутреннее оплодотворение. Яйца откладываются, повидимому, в воду.

Семейство *Discoglossidae* включает род *Alytes*, известный тем, что ♂ обматывает шнуры яиц вокруг задних ног и таскает за собой до вылупления головастиков, далее развивающихся в воде.

Из двух подсемейств семейства *Pipidae* одно — *Pipinae* — известно тем, что яйца развиваются на спине ♀ в особых ячейках кожи. Яйца очень крупные. Метаморфоз оканчивается до вылупления.

Из трех подсемейств семейства *Pelobatidae* в одном — *Sooglossi-*

nae — найдена форма *Sooglossa seischellensis*, откладывающая яйца на земле. Вылупляющиеся из них головастики присасываются к спине ♂, который переносит их в ближайший водоем.

В обширном семействе *Bufonidae* имеется много форм, в той или иной степени приспособившихся к откладке яиц на суше.

Подсемейство *Crininae* включает *Crinia laevis*, кладущую яйца в норах (другие виды рода кладут яйца в воду), *Lymnodynaster*, взбивающую клуб пены, в которой откладываются яйца, и *Pseudophryne*, откладывающую в сырых местах отдельные крупные яйца.

В подсемействе *Pseudinae* имеется род *Eleuterodactylus*, откладывающий на землю в сырых местах крупные яйца, из которых прямо вылупляются лягушата. Яйца родов *Cyclorhamphus*, *Borborocoetes* откладываются между камнями по берегам водоемов.

К подсемейству *Bufoninae* принадлежит род *Nectophrynoides*, оба вида которого имеют внутреннее оплодотворение и являются яйцеживородящими. Развитие в яйцеводах доходит до стадии головастика.

Наконец, подсемейство *Leptodactylinae* включает роды *Eupemphix*, *Leptodactylus*, *Paludicola*, кладущие яйца во взбитую при спаривании пену, причем у некоторых форм она лежит не в воде, а на берегу, так что головастики при вылуплении падают в воду.

К семейству *Brachycephalidae* принадлежит подсемейство *Rhynodermatinae* с одним родом — *Rhynoderma*, имеющим очень крупные яйца, развивающиеся в горловом мешке ♂, где происходит и метаморфоз.

Второе из трех имеющихся подсемейств — *Dendrobatinae* — заключает роды *Dendrobates*, *Phyllobates* и *Sminthillus*. Первые два откладывают яйца вне воды, и ♂♂ переносят в нее вылупившихся головастиков на своей спине, последний же род (*Sminthillus*) откладывает, повидимому, лишь одно очень крупное яйцо, из которого выходит готовая лягушечка.

Оба подсемейства семейства квакш (*Hylidae*) заключают роды с интересующими нас приспособлениями.

У родов подсемейства *Hemiphractinae* — *Hemiphractus*, *Amphignathodon*, *Gastrotheca*, *Cryptobatrachus* — немногочисленные крупные яйца переносятся ♀ на спине, причем специализация идет, с одной стороны, по пути образования складок, прикрывающих яйца, с другой — по пути все большего развития молодых к моменту вылупления.

Среди подсемейства *Hylinae* некоторые формы — *Phyllomedusa*, *Hyla uranochroa*, *H. nebulosa* — кладут свои яйца на листья деревьев, свешивающихся над водой, в которую падают личинки после вы-

лупления. Множество видов *Hylinae* используют для икрометания маленькие вместилища воды (пазухи листьев растений и т. д.).

В семействе лягушек *Ranidae* имеется два рода, откладывающие крупные яйца на землю, причем метаморфоз проходит в яйце: это *Discodeles* и *Cornufer*.

Принадлежащий к другому подсемейству (*Arthroleptinae*) *Arthroleptellus* кладет икру в неглубокие норки в земле.

Наконец, среди собственно лягушек (*Raninae*), повидимому, есть виды, кладущие яйца на берегах водоемов.

В семействе *Polypedatidae* мы встречаем (*Rhacophorus*), сходное с описанным у жаб, взбивание пены, в которую и откладываются яйца. Комок пены либо плавает на поверхности воды, либо лежит на берегу водоема. В последнем случае головастики попадают в воду вместе с разжиженным содержимым пенного комка. Два вида этого рода имеют крупные яйца, из которых прямо вылупляются лягушата.

♀ одного вида *Rhacophorus* описана носящей икру на брюхе.

Для рода *Hylambates* описано перенесение яиц во рту.

Наконец, в обширном семействе *Brevicipidae* также описано значительное число форм с интересующими нас приспособлениями.

К ним относятся роды *Sphenophryne* и *Oreophryne*, среди которых есть виды с метаморфозом внутри яйца, из которого сразу вылупляется лягушонок.

Представители рода *Hemisus* кладут яйца в норках, причем ♀ прикрывает их своим телом.

Наконец, *Breviceps* и *Androphryne* откладывают крупные яйца в маленькие норки, вырытые ♀. Головастики лежат в слизи, окружающей яйца, и там же проделывают метаморфоз, после чего покидают свою пещерку.

Общие выводы

Таким образом мы видим, что формы, так или иначе приспособившиеся к развитию вне воды, встречаются во всех трех современных отрядах амфибий; более того, из девятнадцати семейств, на которые делятся современные Amphibia, в четырнадцати имеются такие представители [исключение: *Hynobiidae, Cryptobranchiidae* (2 вида)]: *Proteidae* (2 вида), *Sirenidae* (1 вид) и *Liopelmidae* (2 вида).

Однако, несмотря на значительное число таких форм, способы, которыми решается в каждом отдельном случае «проблема отхода от воды», можно свести к следующим немногим:

1. Яйца откладываются в очень маленьких водных пространствах (лужицы, пазухи листьев, пни бамбука), например *Hoplophrynidae* и многие *Hylidae*.

2. Яйца откладываются на берегу водоема, в который и попадают выведшиеся личинки.

3. Яйца прикрепляются к листьям над водоемами (личинки падают в воду) — *Phylomedusa, Hyla Goeldi* и т. д.

4. Яйца откладываются на суше (в норах, трещинах скал, бревен и тому подобных сырых местах).

5. Яйца откладываются внутрь пенистой массы, плавающей на поверхности воды, лежащей на суше (или приклеенной к листьям над водой — в одном случае).

6. Яйца развиваются в соседстве с телом того или иного родителя, причем:

1) либо взрослая особь обвивает и прикрывает яйца *Amphiuma, Ambistoma, Hemisus*;

2) либо переносит за собой. В таком случае перенос совершается:

a) на задних ногах (*Alytes, Mantophryne*);

b) на брюхе (*Rhacophorus reticulatus*);

c) в горловом мешке (*Rhinoderma*);

d) во рту (*Hylambates*);

e) на спине в особой кожной сумке и, наконец, в ячейковидных углублениях на спине ♀, как у *Pipa*.

7. Яйца развиваются до стадии личинки или далее в яйцеводах ♀.

Бросается в глаза, что сходные приспособления имеются у очень удаленных по систематическому положению форм, например обвиваются вокруг отложенных на сушу яиц и покрывают их своим телом представители всех трех отрядов; взбивание оболочки яиц в пену имеется у *Bufonidae* и *Polypedatidae*; яйцеживорождение — у *Proteidae, Salamandridae, Bufonidae* и т. д.

Нетрудно, однако, видеть, что некоторые черты присущи всем перечисленным формам.

1. Необходимо подчеркнуть, что яйца всех этих форм откладываются в самой непосредственной близости от воды, либо, во всяком случае, в сырых местах. Это еще дополняется у некоторых форм присутствием около яиц влажного родителя (исключение составляют лишь некоторые безлегочные саламандры, кладущие яйца в сухих местах, но у них около яиц сидит ♀).

2. Приспособлением, ограждающим яйца от высыхания, является в большинстве случаев слизистая оболочка.

Ниже мы еще вернемся к тому, что слизистая оболочка яиц амфибий чрезвычайно гигроскопична. Это свойство дает даже яйцам *Rana temporaria* возможность развиваться вне воды в продолжение 112 часов. Она же, повидимому, является главенствующей и у амфибий, кладущих яйца на суше, ибо яйцевые оболочки всех этих

форм в общем чрезвычайно сходны с таковыми у видов, кладущих яйца в воду. Они всегда сохраняют слизистый характер (степень плотности может быть различна) и строение, характерное вообще для оболочек амфибий.

3. Третьей весьма существенной чертой, встречающейся у большинства перечисленных форм, является вылупление зародыша на стадиях развития, более поздних, чем у большинства форм, откладывающих яйца в воду. У многих «наземных» видов вообще утеряна стадия свободно живущей личинки.

Такое «прямое» («скрытое», по И. И. Ежикову) развитие, встреченное у некоторых *Gymnophiona*, у многих *Plethodontidae*, *Eleuterodactylus*, *Sminthillus*, *Cornufer*, *Discodeles* и т. д. (примечание: у форм, «заботящихся о потомстве», также часто имеет место частичное или полное выпадение метаморфоза; последнее у *Pipa*, *Rhinoderma*, некоторых *Hemiphractinae* и др.), является существенным приспособлением, освобождающим эти формы от постоянной зависимости от водоемов, хотя, как мы уже видели, их яйца все же откладываются в сырых местах, т. е. требуют для развития большого количества влаги.

4. Наконец, четвертой чертой, отличающей интересующие нас формы, является обычно весьма значительный размер их яиц, тем больший, чем на более поздней стадии вылупляется из яйца зародыш.

В табл. 1 сопоставлены размеры яиц нескольких наземно развивающихся форм с размерами яиц, откладываемых в воду. Из нее очевидна огромная разница в размерах яиц первых и вторых.

Достаточно взглянуть на размеры яиц указанных в таблице *Urodela*, взрослые формы которых имеют приблизительно одинаковые размеры. В то время как объем яиц у видов с «водным» развитием колеблется между 1.7 и 6.3 мм^3, в отдельных случаях достигая 14 мм^3, у видов с «наземным» развитием объем яиц равен 33—112 мм^3 и даже больше, т. е. превышает размер первых чуть ли не в 10 раз.

В яйцах Anura эта разница выражена еще более резко [«водные» яйца: 0.5—14.2 мм^3 (в среднем 2—6 мм^3), «наземные» яйца: 21—500 мм^3 (в среднем 40—160 мм^3)].

Примечание. Диаметр, обычно применяемый в качестве характеристики размеров яйца, крайне мало подходящ для этого. За неимением данных о весе яиц экзотических форм мы воспользовались их объемами в мм^3, полученными из диаметра путем вычисления по формуле объема шара (яйца у огромного большинства амфибий сферические).

Совершенно очевидно, что формы, отчасти или совсем утерявшие водно-личиночную стадию развития, отличаются огромным (сравнительно с другими) количеством желтка. Последнее привело у *Gymnophiona* (и, повидимому, у некоторых других форм — *Breviceps*,

Таблица 1

Размеры яиц Amphibia с типичным развитием и с отчасти или целиком выпавшим метаморфозом[1]

Нормальное развитие	Диам. в мм	Объем в мм³	Вып. метаморфоза	Диам. в мм	Объем в мм³
Urodela			Urodela		
Hynobius (р. виды) . .	2.5—3.2	6.3—14.2	*Aneides lugubris*	4.3	45
Euproctes asper	2.5	6.3			
Molge Walti	2.0	4.1	*Ensatina escholtzii*	5—5.5	65.5—85
Виды р. *Triturus* . .	1.5	1.7	*Aneides flavipunctatus*	5.9—6.4	112 и бол.
	2—2.3	4.5	*Plethodon cinereus*	3.5—4.5	в ср. 33 (21—45.9)
Ambystoma californiense	3	14.2	—	—	—
Euricea	2.5—3	6.14	—	—	—
Anura			Anura		
Discoglossus	1—1.5	0.5—1.7	*Alytes obstetricans*	3.3—4	21—33
Xenopus	3	14.2			
Scaphiopus	1.5	1.7	*Pipa*	6—7	112—160
Pelobates fuscus	2.5	6.2	*Nototrema fissipes*	ок. 10	ок. 500
Bufo *vulgaris*	1.5—2	4			
Bufo *viridis, calamita* . .	1—1.5	1.7	*Mantophryne robusta*	6	112
Bufo *borealis*	1.65—1.7	1.7			
Hyla *arborea*	1.5	1.7	*Cornufer solomonensis*	5	85
Hyla *regilla*	1.2—1.5	1.7			
Hyla *arenicolor*	1.8—2.10	4.1	*Rhacophorus*	6	112
Rana *pipiens*	1.6—2	4.1	*Schlegeli*	—	—
Rana *aurora*	2.3—2.6	6.2	—	—	—
Rana *boylii*	1.9—2.5	6.2	—	—	—
Rana *esculenta*	1.5—2	4.1	—	—	—
Rana *arvalis*					
Rana *temporaria*	2	4.1	—	—	—

например) к меробластическому, дискоидальному типу дробления.

В итоге можно отметить следующее: несмотря на значительное количество видов, приспосабливающихся к жизни на суше, несмотря на разнообразие способов, какими такое приспособление достигается,

[1] Всюду размер яйцеклетки без оболочек.

изменения не затрагивают яйцевых оболочек и сводятся, в сущности, к увеличению в яйцах количества желтка, что ведет к частичному или полному выпадению из онтогенеза стадии свободно живущей личинки.

ГЛАВА ВТОРАЯ

ЯЙЦЕВЫЕ ОБОЛОЧКИ АМФИБИЙ

В этой главе собраны факты, касающиеся яйцевых оболочек амфибий. Следует оговориться, что из трех основных групп, на которые делятся по своему происхождению яйцевые оболочки: первичные, выделенные яйцеклеткой, вторичные, образованные клетками фолликула, третичные, выделяемые яйцеводами,— в дальнейшем будут рассматриваться лишь третичные. Это сделано потому, что первичные и вторичные оболочки яиц амфибий и рептилий (т. е. zona radiata и т. д.), в общем близкие по строению, не представляют интереса с точки зрения эволюции амфибий и происхождения от них рептилий. Наоборот, третичные оболочки, прекрасно развитые и у тех и у других, испытали существенные изменения, и именно они выполняют у рептилий функцию кардинальной важности — защиту яиц от высыхания.

Прежде чем перейти к детальному описанию яйцевой оболочки Amphibia, мы кратко остановимся на группировке яиц одной кладки, ибо, как известно, одиночные яйца мечут лишь немногие представители земноводных.

Все разнообразие группировок яиц можно свести к следующим немногим типам:

I. Мешки круглой или эллипсоидальной формы, образованные наружной оболочкой и содержащие внутри некоторое количество яиц. Встречаются у *Hynobiidae* и примитивных амблистомовых.

II. Толстые колбасообразные шнуры, также образованные наружной оболочкой и содержащие внутри яйца, лежащие в несколько рядов. Примером могут служить шнуры *Pelobates*, *Pelodytes* и т. д.

III. Тонкие шнуры, также образованные одной оболочкой, с яйцами, лежащими внутри в два ряда, например яйцевые шнуры *Bufonidae*.

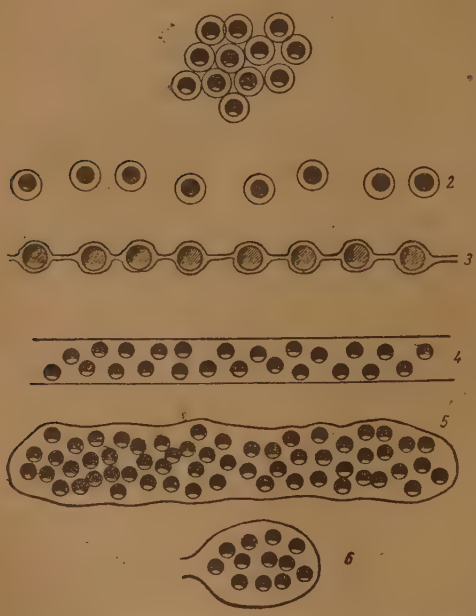
IV. Четковидные шнуры, образованные разным числом оболочек, в которых яйца лежат в один ряд и на некотором расстоянии друг от друга, например цепи *Alytes*, *Ichtyophis* и т. д.

V. Яйца одиночные — многие *Ambystomidae*, *Salamandridae* и многие другие.

VI. Яйца в небольших кучках или в больших комках, но без общей наружной оболочки. Примером могут служить *Ranidae*, *Hylidae*.

Схема (фиг. 1) достаточно поясняет вышеуказанное о группировках яиц амфибий в кладке. Она же является прекрасной иллюстрацией ряда, который, как мне кажется, можно построить следующим образом.

Округлые яйцевые мешки, удлиняясь, превращаются в толстые шнуры, последние, удлиняясь в свою очередь, дают тонкие шнуры. Из них тем же путем возникают четковидные однорядные шнуры, путем разрыва в промежуточных между яйцами участках дающие одиночные яйца. Эти последние, благодаря клейкости оболочек, могут вторично склеиваться в комки, кучки и т. п., сохраняя, однако, обособленными все свои оболочки.



Фиг. 1. Различные формы кладок у амфибий: 1) вторично соединенные яйца; 2) одиночные яйца; 3) четковидные; 4) тонкий; 5) толстый яйцевые шнуры; 6) яйцевой мешок

Вопрос этот нуждается в тщательной специальной проработке, ибо распределение различных форм кладок по отдельным систематическим группам не позволяет, повидимому, вывести какой-либо закономерности.

Если для всего семейства *Bufonidae* типичны яйцевые шнуры, встречающиеся у представителей, живущих в горах, тропических джунглях, пустынях, степях, болотах умеренных широт, то в других семействах имеется значительное разнообразие форм кладок, например среди *Ambystomidae* — мешки, одиночные яйца и кучки.

Точка зрения Нобля (Noble, 1931), считающего наиболее примитивной формой кладки яйцевые мешки *Hynobiidae*, требует основательного изучения строения яйцеводов различных форм и в особенности механики прохождения по ним яиц.

Примечание. Последнее определяет, повидимому, многие особенности кладки. Так, если яйца следуют по яйцеводу, отделенные друг от друга значительными промежутками, они являются одиночными. Если они накапливаются в последнем, не сецернирующем отделе яйцевода, где склеиваются наружными оболочками,— получаются комки типа лягушечьих. Если яйца следуют по яйцеводу тесно, одно за другим, то одна или большее число оболочек является общим для всех них — получаются мешки или цепи.

Вероятно, кроме того, количество яиц и их размеры также влияют на форму кладки.

Для нас интересно, что яйца крупных размеров чаще всего бывают одиночными (например, яйца наземных *Plethodontidae*, *Discodeles opisthodon* и др.).

Микроскопическое строение оболочек яиц амфибий

После краткого обзора группировки яиц в кладке перейдем к микроскопическому описанию оболочек.

В моем распоряжении были яйцевые оболочки следующих форм амфибий: *Triturus cristatus, T. vulgaris, Siredon pisciformis, Hyla arborea, Bufo bufo, B. viridis, Pelobates fuscus, Bombina bombina* и лягушек: *Rana temporaria, ridibunda, arvalis, esculenta.*

Примечание. Макроскопическое описание их имеется в литературе (Шмидт, Ван-Бамбеке и др.).

Кроме того, мною использован литературный материал по этим видам и отчасти по другим формам, главным образом размножающимся на суше.

Как известно [см., например, Storer (1925)], количество слоев в оболочке, окружающей яйцо, вариирует даже и у очень близких форм (что иллюстрирует приводимая им схема яйцевых оболочек разных видов *Hyla*). Тем не менее можно сказать, что у большинства бесхвостых амфибий оболочки в общем значительно более толсты, но, с другой стороны, и гораздо более мягки и эластичны, чем у хвостатых.

Второй признак, характеризующий яйцевые оболочки хвостатых амфибий по сравнению с бесхвостыми,— это очень большое перивителлиновое пространство, разница в размерах которого видна на прилагаемых рисунках (фиг. 2, 3).

Приводимая табл. 2 хорошо иллюстрирует сказанное.

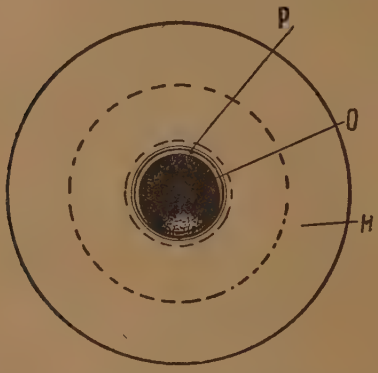
Таблица 2

Толщина яйцевых оболочек

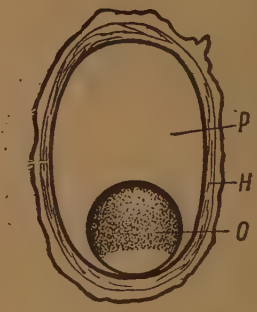
Видовое название	Диаметр яйца (в мм)	Толщина оболочек (в мм)	Примечание
1. *Bombina bombina*	2	2.5 —3	Все цифры даны в среднем
2. *Rana temporaria*	2	3.3 —5	
3. *Hyla arborea*	1.5	1.75—2	
4. *Triturus vulgaris*	1.5	0.5	
5. *Siredon pisciformis*	2	1.5	

Относительно микроскопического строения яйцевой оболочки в литературе, к сожалению, нет почти никаких данных. В большинстве работ указывается только, что она имеет «слизистый» или студневидный характер, прозрачна, растяжима и т. д.

В некоторых работах описывается гистологическое строение оболочек, обработанных обычными гистологическими методами, т. е. с применением спиртов. Однако всякий, работавший с яйцами



Фиг. 2. Схема яйцевых оболочек лягушки [по Шультце из Циглера (Ziegler, 1902) изменено]: *P* — перивителлиновое пространство, *O* — яйцеклетка, *H* — оболочки



Фиг. 3. Схема яйцевых оболочек тритона. Обозначения, как на фиг. 2

амфибий, знает, что оболочки при соприкосновении со спиртом свертываются, резко меняя свои свойства: они становятся непрозрачными, резиноподобными, сильно уменьшаются в объеме и т. д. Все структуры — большею частью волокнистые,— описанные в обработанных таким образом оболочках, представляют собою не что иное, как артефакты.

Мало интересным представляется и указанное Натузиусом (1871) для жабы и проверенное мною, кроме нее, еще на яйцах *Rana temporaria*, жерлянки и тритона появление волокнистых структур в оболочке при подсыхании. Подобные явления можно наблюдать при отнятии воды от многих гелей.

Имеются, правда, и указания на наличие кажущихся волокнистыми структур, видимых при рассматривании в оптическом разрезе оболочек яиц аксолотля in vivo [Ван-Бамбеке (Van Bambecke, 1880)], однако оно сделано мимоходом и не подтверждено никакими другими данными.

Мною была сделана попытка точнее установить наличие или отсутствие каких-либо структур в яйцах перечисленных выше видов.

Для этой цели применялось:

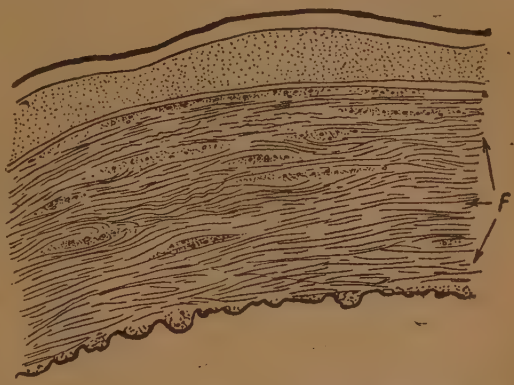
1. Окрашивание целых оболочек или их кусочков водными растворами различных красок (не давшее, к сожалению, отчетливых результатов).

2. Тщательное рассматривание целых оболочек или их кусочков под микроскопом при проходящем и падающем освещении или комбинациях того и другого.

3. Изготовление из оболочек срезов на замораживающем микротоме с последующим заключением в глицерин или гуммисироп. Эта методика, как и первая, насколько мне известно, к изучению оболочек до сих пор не применялась.

Ниже мы даем краткое описание фактов, полученных нами с помощью упомянутых методик.

Яйцевая оболочка тритона *Triturus vulgaris* (фиг. 4) состоит из четырех слоев (макроскопическое ее описание см. у Ван-Бамбеке). Верхние слои имеют гомогенную структуру. Самый наружный из них у свежеотложенного яйца клейкий.



Фиг. 4. Радиальный срез через яйцевые оболочки тритона (*Triturus vulgaris*). В нижнем слое хорошо видны волокна *F*

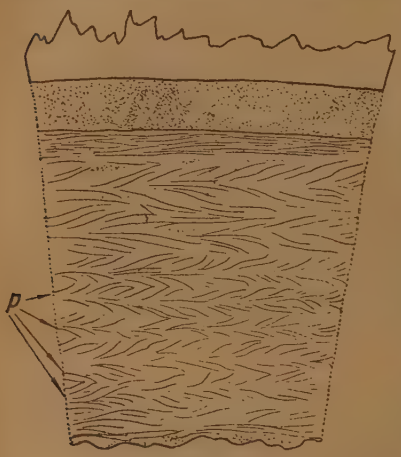
Внутренний, наиболее мощный слой не кажется гомогенным даже при рассмотрении нетронутой оболочки яйца. На срезах, изготовленных методом замораживания из свежего или фиксированного 3—5% формалином материала и рассматриваемых в воде или глицерине, совершенно отчетливо видно волокнистое строение этой внутренней оболочки.

Волокна, имеющие незначительную толщину, располагаются в общем параллельно поверхности, причем большинство их идет прямо, и сравнительно редко встречаются волокна, волнообразно извивающиеся.

Волокна сгруппированы в пучки, нерезко отграниченные друг от друга, большинство которых проходит по скорлупе, следуя его длинной оси. Меньшая часть пучков, преимущественно лежащая у наружной поверхности оболочки, проходит перпендикулярно первым. На разрезе эти поперечные пучки, раздвигающие и искривляющие параллельные поверхности прохождения их волокон, имеют линзообразный вид; отдельное волокно на поперечном разрезе — круглое. Внутренняя поверхность описываемого слоя, являющаяся одновременно границей перивителлинового пространства, покрыта

неправильными бугорками и возвышениями, содержащими иногда короткие волокна или маленькие зернышки.

Яйцевая оболочка аксолотля (*Siredon pisciformis*) состоит также из трех слоев, но наружный, в отличие от тритона, чрезвычайно толст. Как этот, так и второй слой оболочки гомогенны, внутренний же имеет волокнистое строение, правда, менее отчетливо видное, чем у тритона, и отличающееся иным расположением волокон (фиг. 5). Последние в нем сгруппированы в пучки, своими концами расходятся от этих последних, образуя подобие «елочки» (на фиг. помечено буквой *P*).



Фиг. 5. Радиальный срез через яйцевые оболочки аксолотля (наружная изображена отчасти). В нижнем слое волокна «елочкой» (помечены литерой *P*)

Следует отметить, что наличие волокон у обеих форм подтверждается расщипыванием срезов.

К сожалению, я не располагал для своего исследования яйцевыми оболочками других хвостатых амфибий. Дальнейшие исследования их микроскопического строения на срезах, изготовленных методом замораживания, должны, помимо более детального изучения уже описанных волокон, выяснить распространение волокнистой структуры яйцевых оболочек у разных групп хвостатых амфибий.

Мною были просмотрены оболочки всех, перечисленных выше, форм Anura, причем, несмотря на большое разнообразие форм кладки (шнуры толстые и тонкие, комки и т. д.), несмотря на разницу в количестве составляющих оболочку слоев, микроскопическое строение этой последней обще всем обследованным формам.

Все слои их оболочек имеют гомогенный характер и структуры в них не видно даже на тонких (10—15 μ) срезах, произведенных способом замораживания.

Особое внимание мною было обращено на строение внутренней оболочки, которая при поверхностном рассмотрении может иногда показаться волокнистой из-за мелких складок на внутренней поверхности. Однако исследование этой оболочки на срезах и рассмотрение кусочков оболочки перпендикулярно поверхности даже при большом увеличении также говорит об ее гомогенности.

В заключение следует сказать несколько слов о химическом составе яйцевых оболочек амфибий, о чем подробнее см. у Нидгема (Needham, 1931). Бросается в глаза их богатство водой, составляю-

щей у *Rana temporaria* 78.65% всей оболочки. Однако такого содержания воды они достигают только спустя некоторое время (5—6 час.) после того, как попадут в воду. Разбухание яйцевых оболочек, впервые описанное более столетия тому назад (Prevost and Dumas, 1824), происходит за счет восприятия окружающей воды, истинное же содержание воды в неразбухшей оболочке *Rana temporaria* равно приблизительно 24%.

Сходную в общем картину содержания воды в оболочках дают и другие амфибии.

Вещество, составляющее оболочку яиц лягушки, было обследовано химически, причем был установлен и его органический характер. Из него был выделен чистый муцин (Giacosa, 1882), причем тем же автором было указано присутствие в продуктах гидролиза сахара и отсутствие его в негидролизованной слизи, откуда этот исследователь заключил, что имел дело с чистым муцином.

Наличие глюкозамина было подтверждено и другими исследователями. Каких-либо данных о химическом составе яйцевых оболочек других амфибий мне не известно. Судя по сходству их физических свойств и структуры даже у очень далеких представителей, можно, однако, предположить, что и яйца других амфибий одеты сходными по химическому составу оболочками.

Функции оболочек амфибий

Яйцевые оболочки амфибий имеют, повидимому, целый ряд функций (см. Bernard и Bratouschek, 1891), которые можно объединить в следующие основные группы.

1. Защитные: а) от механических и б) от химических агентов, в) от биологических воздействий.

2. Приспособительные.

Начнем с первых. Чрезвычайная эластичность и огромная растяжимость и гибкость делают яйцевые оболочки амфибий прекрасным амортизатором при толчках, позволяют им растягиваться и сплющиваться в очень широких пределах, не повреждая яиц. Эти же качества делают яйцевые оболочки почти недоступными для крупных хищников, ибо представляется чрезвычайно трудным удержать, например, схваченный комок икры лягушки или, тем более, оторвать от него часть. Если некоторые ширококлювые птицы (утки) ухитряются все же поедать икру лягушек, то для мелких врагов (*Gammaridae*, клопы и т. д.) она совершенно недоступна.

Чрезвычайно важной функцией является защита зародыша от высыхания. Этой способности икринок различных амфибий посвящена экспериментальная работа Лебединского и Менцеля (Lebedinsky u. Menzel, 1918). Их исследование производилось на *Rana tempo-*

raria, *R. esculenta* и *Bufo bufo*, маленькие порции яиц которых оставлялись на дворе Зоологического института на то или иное время вне воды, а затем переносились в воду, где после вылупления подсчитывался процент личинок по отношению к исходному числу яиц.

Вопреки данным Каммерера (Kammerer, 1907), авторы получили следующие (значительно большие) цифры. *Bufo bufo* выдерживает 18—24 часа, *Rana temporaria* — маленькие кучки — 25 час., целые кладки — 112 и больше часов, *Rana esculenta* — несколько меньше последней.

Выше уже указывалось, что яйцевые оболочки амфибий содержат значительные количества воды. Повидимому, это, в связи с большой гигроскопичностью, и обеспечивает возможность столь продолжительного пребывания вне воды яиц такого малоприспособленного к пересыханию водоемов вида, как лягушка, ибо без оболочек яйца высыхания не переносят совершенно, как то показывают поставленные мною опыты.

В обзоре амфибий, приспособившихся к откладке яиц вне воды, мы видели, что их оболочки, сохраняя такой же слизисто-студневидный характер, ограждают развивающийся зародыш от высыхания, причем яйца всегда кладутся в сырые места или в соседстве с кладкой сидит влажный родитель. В таких условиях гигроскопичность яйцевых оболочек приобретает особо важное значение.

Имеются экспериментальные работы, показывающие, что слизистые яйцевые оболочки защищают развивающихся зародышей от резких нарушений осмотического давления в окружающей среде, повидимому, замедляя и смягчая их в своей толще (Нýkes, 1928).

Оболочки представляют собою, как сказано выше, чистый муцин, без наличия энзимов автолитического характера, что создает условия, препятствующие росту огромного большинства бактерий (Needham, l. c.).

Наконец, толстые оболочки не допускают излишнего сближения яиц между собой, что могло бы вести к ухудшению кислородного режима и к образованию различных ненормальностей, сращений и т. п.

В качестве других функций оболочек можно указать на то, что на них поселяются водоросли, улучшающие кислородный режим яйца; прилипающие к оболочкам пузырьки газов способствуют их всплыванию на поверхность.

В некоторых случаях клейкость оболочки удерживает яйцо прикрепленным к стеблям растений и т. п.

Наконец, оболочки, видимо, могут иногда служить питательным материалом для личинки. Они же обеспечивают нормальное положение зародыша благодаря наличию перивителлинового пространства.

Согласно Бернард и Братушек (Bernard и Bratouschek, 1891), оболочки представляют собой собирательные линзы, концентрирующие световые и тепловые лучи на яйцо, образуя как бы «парничок».

Из этого краткого обзора очевидно, что яйцевые оболочки амфибий представляют собой типичные мультифункциональные образования, причем трудно указать на ведущую функцию. В разных случаях она, повидимому, различна. Это обстоятельство тем более интересно, что, как давно известно, искусственное удаление оболочек не является гибельным для зародыша.

Более того, имеются указания, что освобожденные от оболочек зародыши не только не испытывают каких-либо патологических изменений, но, наоборот, развиваются быстрее, чем внутри оболочек, будучи, правда, более подвержены бактериальным заболеваниям и осмотическим воздействиям. Наконец, приспособленные к развитию на суше яйца некоторых видов при перенесении в воду развиваются только в случае удаления оболочек.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

ОБОЛОЧКИ ЯИЦ РЕПТИЛИЙ

Общие замечания. В противоположность многим амфибиям яйца рептилий всегда одиночны, т. е. все оболочки каждого из них вполне обособлены от оболочек других яиц той же кладки.

Последние могут у змей и отчасти у ящериц склеиваться друг с другом благодаря наличию на поверхности яйца тонкого слоя клейкого вещества.

Форма яиц рептилий вариирует у разных видов в очень широких пределах. Наряду с совершенно круглыми яйцами многих черепах встречаются, и это, пожалуй, наиболее распространенный тип, яйца эллиптические, как у гаттерии, водяной, греческой и других черепах, крокодилов, многих змей, ящериц и т. д. Кроме того, встречаются яйца цилиндрические, почти колбасообразные (у некоторых змей), яйца с вытянутыми, заостренными концами (у *Calotes*) и т. д.

Примечание. Форма и размер яиц в пределах вида вариирует в очень широких пределах (Voeltzkow, 1899; Clarke, 1891; Dendy, 1899 и др.).

Гомополюсность, т. е. полное подобие обоих концов яйца, является общей чертой, отличающей форму яиц всех рептилий от таковой большинства птиц, яйца которых, как известно, представляют собой овоиды, а не эллипсоиды.

Яйца рептилий не имеют какой-либо особой, специальной окраски, вроде, например, сложной и обусловленной многими пигментами окраски яиц большинства птиц. У рептилий с толстой скорлупой яйца белые, у форм с тонкой скорлупой последняя является желто-

ватой из-за просвечивающего желтка. Я считаю отсутствие окраски биологически вполне понятным вследствие того, что почти все пресмыкающиеся откладывают свои яйца в защищенных местах или покрывают листьями, песком и т. д.; большинство птиц, напротив, кладут свои яйца открыто, в связи с чем и выработалась покровительственная окраска последних.

Оболочка яиц рептилий состоит из слоя волокон, в наружной поверхности которого почти всегда (исключение — яйцеживородящие формы, например *Lacerta vivipara*) имеются отложения извести.

В зависимости от мощности известкового слоя принято делить скорлупы яйца на «мягкие» и «твердые» (Waldeyer, 1901). Первые более распространены и встречаются у огромного большинства змей и ящериц, у многих черепах и гаттерии.

Вторые, т. е. такие, в которых известь составляет сплошной толстый слой, дающий определенную и неизменную форму яйцевой оболочке, имеются на яйцах всех крокодилов, большинства черепах, одного семейства ящериц — гекконов — и, может быть, у некоторых змей.

Известковой и волокнистой оболочками не исчерпываются все третичные оболочки яиц рептилий, так как у некоторых, именно — у крокодилов и черепах (но не гаттерии, Dendy, 1899), имеется еще и слой студневидного прозрачного белка.

Ниже дается краткое изложение литературных данных и собственных наблюдений по микроскопическому строению яйцевых оболочек различных рептилий, причем в целях удобства изложения описывается сначала строение волокнистой оболочки у разных форм и затем отложения в ней извести.

К сожалению, отсутствуют личные наблюдения по очень интересному вопросу о строении «белковой оболочки» яиц черепах и крокодилов. Главнейшие литературные данные по этому вопросу будут приведены в заключительном разделе этой главы.

Волокнистая оболочка

Строение волокнистой оболочки различных рептилий подвергалось довольно детальному изучению и известно в общем достаточно хорошо.

Яйцевую оболочку змей — ужа и питона — очень подробно описал Натузиус (Nathusius, 1871 и 1871bis). Об яйцевой оболочке гаттерии имеются сведения у Денди (Dendy, 1899), волокнистая оболочка аллигатора описана Кларком (Clark, 1891) и другими, такая же оболочка черепахи — Агассицем и Кларком (Agassitz and Clark, 1856). Строение яйцевых оболочек ящериц (из рода *Lacerta*) подробно описано Эймером (Eimer, 1872), им же сделаны некоторые указания о строении яйцевой оболочки у хамелеона и т. д.

Большая работа Гирсберга (Giersberg, 1921) посвящена способу образования волокнистых структур, составляющих яйцевую оболочку различных рептилий (*Emys*, *Lacerta*, *Natrix*) и птиц.

В общем имеющиеся литературные данные о строении волокнистой яйцевой оболочки рептилий можно резюмировать следующим образом:

1. Эта оболочка состоит из органического вещества — овокератина, по своему элементарному составу, входящим в него аминокислотам и главным образом качественным реакциям близкого к эластину (Needham, 1931).

2. Овокератин присутствует в скорлупе всех обследованных форм в виде волокон, имеющих в общем незначительную толщину и разделенных очень маленькими количествами аморфного промежуточного вещества. Эти волокна чрезвычайно стойки ко всяким химическим воздействиям, выдерживая, например, обработку в течение нескольких часов крепкими кислотами, едким натром и т. д.

3. Волокна длинны, проходят по скорлупе параллельно ее поверхности и иногда оканчиваются колбообразными расширениями, в особенности в наружных слоях оболочки. Каких-либо клеток в оболочке не обнаружено.

4. Волокна залегают в оболочке несколькими слоями, в каждом из которых они обычно параллельны. Волокна двух, один над другим лежащих слоев в оболочках многих видов перекрещиваются под прямым углом.

5. Волокна образуются из веществ, выделяемых в виде слизистой массы с небольшими зернышками железами стенки яйцевода путем ее свертывания или кристаллизации (Гирсберг, 1. с.). Сама яйцеклетка в образовании волокон участия не принимает, ибо: у рептилий они образуются вокруг неоплодотворенных яиц, а у птиц, кроме того, известны случаи образования оболочки вообще в отсутствие яйцеклетки (так называемые «болтуны»).

6. Вещества, идущие на образование волокон, выделяются определенным отделом яйцевода, по Гирсбергу, имеющимся у всех рептилий и птиц. «Белковый» отдел яйцевода, представленный у птиц, крокодилов и черепах, у Squamata отсутствует.

Задачей моих собственных исследований было выяснение степени сходства волокнистых яйцевых оболочек и их частей — волокон — у разных видов рептилий и разных их групп.

Мною просмотрены яйца следующих форм:

1. Крокодилы — *Alligator sinensis, Crocodilus niloticus.*

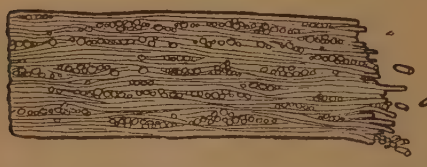
2. Черепахи — *Trionyx sinensis, Helone* sp., *Emys europaea, Testudo graeca* (*-ibera*).

3. Чешуйчатые — *Lacerta agilis, L. saxicola, L. vivipara, Agama sanguinolenta, Phrynocephalus caudivolvulus, Gymnodactylus caspius, Chamaeleo vulgaris, Natrix natrix.*

Из кусочков оболочки я изготовлял парафиновые срезы, окрашивавшиеся орсеином (по Унна, по Маллори и т. д.) и заключавшиеся в канадский бальзам или (лучше) в глицерин. Кроме того, я применял мацерацию маленьких кусочков оболочки в едких щелочах, расщипывания и т. д.

Crocodilia. Описание яйцевых оболочек я начну с волокнистой оболочки китайского аллигатора, до сих пор никем не описанной. Она представляет собой толстую кожистую оболочку, очень плотную и эластичную в свежем состоянии и становящуюся хрупкой при подсыхании. От вышележащего известкового слоя она отделяется очень легко, несмотря на то, что сосочки последнего (см. ниже) лежат в ее наружном слое.

Микроскопически кожистая оболочка состоит главным образом из круглых гомогенных волокон, сильно вариирующих в толщине и очень длинных. Кроме волокон, в скорлупе попадаются иногда круглые или кругловатые тельца, состоящие из того же вещества, что и волокна, но не гомогенные и зернистые или содержащие внутри маленькие пузырьки, это так называемые «Kolben» авторов. И волокна и изредка встречающиеся «Kolben» сцементированы небольшим количеством промежуточного вещества, такого же прозрачного, как и волокна, но совершенно бесструктурного и лишь изредка содержащего какие-то зернышки. Волокна в различных слоях оболочки располагаются в общем в двух перпендикулярных друг другу направлениях, продольном и поперечном по отношению к длинной оси яйца, и лишь на самой поверхности оболочки пересекаются беспорядочно (фиг. 6).



Фиг. 6. Радиальный срез через волокнистую яйцевую оболочку яиц крокодила. Видны два направления волокон (схематично)

Как видно из фигуры, количество волокон того и другого направлений более или менее одинаково. Также нельзя сказать чего-либо определенного и о том, в каком слое лежат поперечные и в каком продольные волокна: они распределены более или менее равномерно по всей толще оболочки. Осмотренная мною яйцевая оболочка *Crocodilus niloticus* также, как кажется, никем не описанная, сходна с вышеописанной во всех отношениях.

Таким образом в том, что касается расположения волокон, мои данные расходятся с указанием Кларка (l. c.), гласящим, что у миссисипского аллигатора яйцевая оболочка двуслойна, причем в каждом слое волокна располагаются по спирали, будучи в то же время перпендикулярны волокнам другого слоя. Из чрезвычайно краткого описания оболочки мадагаскарского крокодила Фельтцко-

вым (l. c.) следует, что волокна в ней располагаются в двух перпендикулярных направлениях.

Chelonia. Волокнистую оболочку черепах я мог обследовать у четырех видов — *Emys europaea, Testudo graeca, Trionyx sinensis, Chelone,* из которых три последние описываются впервые. Материал, служивший мне для исследования, был довольно скверной сохранности, и нижеизложенные данные можно рассматривать лишь как ориентировочные.

Волокнистая оболочка болотной черепахи так же, как и оболочка крокодилов, состоит из волокон, правда, гораздо более однородных по толщине. Кроме волокон, в оболочке встречаются те самые кругловатые тельца, иногда с зернышками и пузырьками внутри, о которых я уже говорил при описании яйцевой оболочки крокодила. Однако они в оболочке *Emys* попадаются гораздо чаще. Очень близка по строению к тому, что описано у *Emys,* волокнистая оболочка наземной греческой черепахи *Testudo graeca*: она также состоит из более или менее однородных волокон и многочисленных круглых телец.

Промежуточное вещество имеется в значительном количестве в оболочках обоих видов, в особенности во внутренних ее слоях.

Волокна в скорлупе обоих видов можно разбить по направлению, в котором они идут по скорлупе, на те же две основные группы, что и у крокодилов, т. е. «продольные» и «поперечные» (правильнее было бы называть их меридиональные и широтные). Однако в наружных слоях скорлупы такая правильность нарушается, и волокна идут в самых разнообразных направлениях, беспорядочно перекрещиваясь. В этих же верхних слоях залегают у обоих видов и основания тех известковых отдельностей, которые слагают твердую скорлупу яиц этих видов.

Яйца трионикса по строению своей яйцевой оболочки очень близки к обоим вышеописанным видам. Она состоит из волокон, более или менее однородных по диаметру и расположенных по двум основным, перпендикулярным друг другу, направлениям в нижних слоях оболочки, а в верхних — пересекающихся беспорядочно. В этих верхних слоях также сидят основаниями известковые отдельности, образующие твердую скорлупу.

Промежуточное вещество развито в особенности сильно во внутренних слоях, где оно у всех трех видов маскирует иногда, благодаря своему обилию, волокнистые структуры.

К сожалению, очень плохая сохранность яиц Chelone, которые я мог использовать для исследования, позволяет мне только упомянуть о том, что их оболочка состоит из, повидимому, неправильно перекрещивающихся толстых волокон, между которыми лежат кругловатые тельца, напоминающие те, что указывает Натузиус в скорлупе ужа.

Squamata. Переходя к описанию яйцевых оболочек чешуйчатых гадов, я начну с яйцевых оболочек змей и, в частности, обыкновенного ужа (*Natrix natrix*). Просмотренный мною материал лишь подтвердил данные Натузиуса (l. c.), приведенные им в описании яйцевых оболочек этого вида. Основными признаками этих последних можно считать наличие в скорлупе нескольких слоев, из которых самый наружный, гомогенный, у свежеотложенного яйца клеек. Оба нижележащих слоя волокнисты, причем в среднем волокна сгруппированы в пучки, переплетающиеся между собой, а нижний распадается на два слоя, состоящие каждый из параллельных друг другу волокон. Последние в обоих этих слоях пересекаются под прямым углом. Сами волокна очень толсты и часто заканчиваются утолщениями или переходом в круглые тельца с зернистостью или пузырьками внутрь. Помимо этого, в скорлупе рассеяно значительное количество не связанных с волокнами телец, имеющих довольно различную форму, но состоящих из того же вещества, что и волокна.

Вполне сходно построена оболочка у *Natrix tesselatus*, которую я мог взять для исследования, к сожалению, только с яиц, вынутых из яйцеводов.

Кроме оболочек ужа, имеется прекрасное описание яйцевой оболочки питона (*Python bivittatus*), данное Натузиусом (l. c.), причем им отмечена у питона такая же, как и у ужа, бесструктурная кутикула с лежащей в ней известью в виде пластинок.

Всю толщу оболочки питона составляют тонкие (в среднем 2.5 мм) волокна, проходящие в общем параллельно поверхности, не разбитые на пучки, как у ужа, а, скорее, напоминающие, судя по описанию, те, что образуют оболочку яиц ящериц.

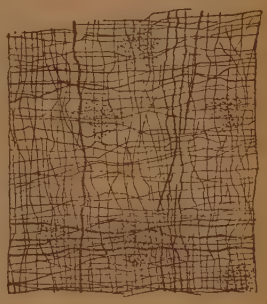
Яйцевая оболочка хамелеона состоит из восьми-девяти хорошо выраженных слоев одинаковой толщины, легко отделяемых друг от друга. Очень близкие между собой по толщине волокна идут в каждом слое параллельно, а в рядом лежащих слоях перпендикулярно. Какие-либо «Kolben» или кругловатые тельца, вроде описанных выше в оболочке яиц ужа, у хамелеона, повидимому, отсутствуют.

Несмотря на отсутствие «кутикулы», т. е. гомогенного наружного слоя, встреченного нами у змей, поверхность яйца гладкая, и плотно лежащие волокна не образуют ни малейших просветов. Самый внутренний слой яйцевой оболочки состоит из одного ряда очень толстых параллельных волокон, как мы дальше увидим, типичных для большинства ящериц. Каких-либо отложений извести я на своем материале найти не мог.

Все вышесказанное находится в полном соответствии с замечаниями, приводимыми Эймером (l. c.) в его работе о строении яиц

рептилий. Также вполне соответствует его описанию строение волокнистой яйцевой оболочки у ящериц (*Lacerta agilis* и *saxicola*).

Волокна, составляющие яйцевую оболочку последних, напоминают по толщине таковые хамелеона. Они так же лежат очень плотно у поверхности оболочки, где, однако, часто встречаются отложения извести в виде пластинок (см. ниже). Самый внутренний слой оболочки также образован одним рядом очень толстых, параллельно идущих волокон. В оболочке можно наметить несколько (6—7) очень слабо отграниченных слоев, волокна каждого из которых идут в общем параллельно, а у соседних слоев пересекаются под углом, более или менее близким к прямому. Однако и то и другое заметно здесь гораздо менее отчетливо, чем в яйцах хамелеона. В яйцевых оболочках ящериц, так же, как и у этого последнего, очень редки и «Kolben», а кругловатых телец с зернистой сердцевинкой я не мог найти, несмотря на значительный, обследованный мною материал.



Фиг. 7. Волокнистая оболочка яйца геккона (*Gymnodactylus caspius*). Просветленный кусочек

Большой интерес представляет неизвестное до сих пор строение волокнистой оболочки представителя семейства гекконид (*Geckoni lae*), имеющего на этой оболочке сильно развитый слой извести. Подскорлуповая оболочка туркестанского геккона, которую я мог исследовать, чрезвычайно тонка и прозрачна. Она состоит из очень малого числа слоев (не более четырех), в каждом из которых варирующие по толщине волокна лежат в один ряд на значительных расстояниях друг от друга. Волокна разных слоев перекрещиваются под прямым углом, и общий вид оболочки, при рассматривании с поверхности, напоминает, как видно на фиг. 7, редкую нежную сеточку, в которой почти невозможно заметить группировки параллельно идущих волокон в какое-либо подобие пучков.

Примечание. Вокруг некоторых точек пересечения, по преимуществу толстых волокон, встречаются небольшие кучки зернышек в прозрачном промежуточном веществе.

Я не мог также установить какой-либо связи между волокнами и лежащей над ними известковой скорлупой, хотя между собою они соединены тонкой гомогенной мембраной.

Сходную картину дает и волокнистая оболочка гребнепалого геккона.

В общем можно сказать, что волокнистая оболочка яиц геккона бедностью слоев и редкостью в них волокон очень напоминает яйца живородящих форм — *Lacerta vivipara*, веретенницы и т. д.

Подводя итог вышеизложенным данным о строении волокнистых яйцевых оболочек рептилий, необходимо подчеркнуть следующие основные их особенности:

1. Морфологические элементы, составляющие волокнистую оболочку, т. е. волокна, и промежуточное цементирующее вещество, тождественны у всех осмотренных мною видов, равно как и у описанных в литературе.

2. Принцип расположения волокон, составляющих основную часть волокнистой оболочки, сводится к наличию двух систем волокон, которые, будучи параллельными в пределах одной, пересекаются под прямым углом волокнами другой системы.

3. Слои «продольных» и «поперечных» волокон большей частью чередуются, достигая иногда 8—9 и более слоев.

4. Различия в строении волокнистой оболочки яиц у разных видов сводятся к разнице в размерах волокон, большему или меньшему количеству «Kolben», развитию промежуточного вещества и т. д., с одной стороны, или тех или иных нарушений в расположении слоев волокон, причем здесь либо преимущественно развивается какой-либо один слой, либо некоторое количество слоев заменяется так или иначе проходящими пучками волокон.

В общем, однако, все эти отличия носят совершенно второстепенный характер, и оболочки рептилий, даже принадлежащих к таким чрезвычайно удаленным группам, как черепахи и ящерицы или змеи и крокодилы, поражают чрезвычайно большим сходством строения и составляющих элементов.

Сопоставление строения волокнистой яйцевой оболочки рептилий с оболочками амфибий будет сделано в общих выводах по второй, третьей и четвертой главам.

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

ОБОЛОЧКИ ЯИЦ РЕПТИЛИЙ (продолжение)

Известь в скорлупе Reptilia

Выше уже упоминалось о том, что многие рептилии кладут яйца, покрытые слоем извести. Процентное содержание последней колеблется в очень широких пределах у разных форм, хотя, к сожалению, материал, имеющийся по этому вопросу в литературе, чрезвычайно скуден. [Материал, сведенный Нидгемом (Needham, 1931), охватывает пять видов.]

Повидимому, у крокодилов количество извести в скорлупе равно 80—90%, т. е. несколько меньше, нежели у птиц. У гекконов, если верить единственному анализу, показавшему наличие всего 1.07% органического вещества в скорлупе, последняя должна быть чрез-

вычайно богата известью. О процентном содержании извести в яйцах черепах в моем распоряжении данных нет. Наконец, в яйцах ужа было найдено 14.40% извести. В отношении кристаллической формы извести для крокодилов и черепах было найдено, что это кальцит [Шмидт (Schmidt, 1928)].

Микроскопическое строение скорлупы, так подробно изученное у птиц Блазиусом (Blasius, 1865), Ландуа (Landoi, 1867), в особенности же Натузиусом (Nathusius, 1868—1869) и другими, у рептилий осталось почти не исследованным.

Рисунок и беглое описание известковой скорлупы греческой черепахи имеется у Ландуа (l. c.). Натузиус (1869) описывает твердую скорлупу яйца «змеи».

В двух крупных работах об яйцевой оболочке ужа и питона, цитированных выше, упоминается и об отложениях в этих оболочках извести в виде пластинок и кругловатых комочков. В работах, посвященных развитию гаттерии (Денди, l. c.) и черепахи (Агассиц и Кларк, l. c.), имеются указания на форму отложения в их яйцах извести.

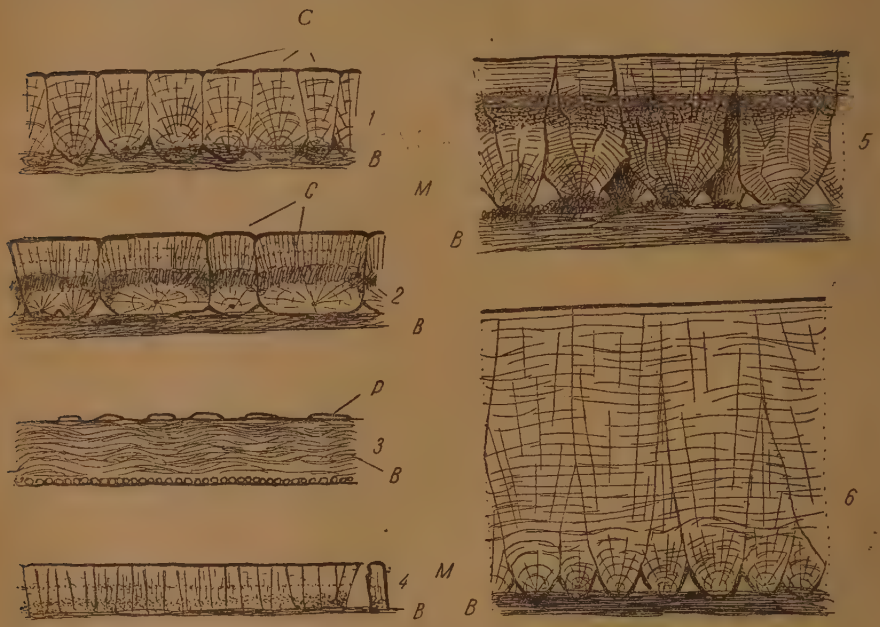
Наконец, в последнее время Шмидт (l. c.) коснулся строения скорлупы яиц рептилий и главным образом на основании литературных данных (им обследованы только яйца *Emys europaea* и крокодила) установил, что главной формой отложения извести в скорлупе Sauropsida являются сферокристаллы. Последние имеют концентрическую слоистость и образуют сосочки нижней поверхности скорлупы. Благодаря одностороннему притоку маточного рассола, выделяемого железами яйцеводов, сферит растут эксцентрически, а после соприкосновения их поверхностей растут только лежащие в сторону стенок яйцевода иголочки, образующие так называемый «слой клиньев» или «кристаллический» слой скорлупы яиц птиц. Центр сферита, по мнению большинства исследователей, работавших на птицах (Froböse, 1928 и мн. др.), — зернышко органического вещества.

Установлено, что у птиц сосочки сидят в верхнем слое подскорлуповой оболочки, отдельные волокна которой проходят сквозь них.

При обследовании отложений извести в яйцевых оболочках рептилий я имел в виду, во-первых, проверить на большом материале правильность заключения Шмидта о сферокристаллическом составе скорлупы черепах и крокодилов и, во-вторых, сравнить отложения извести у этих форм с тем, что имеется у Squamata, в частности у гекконов. Последнее можно было сделать потому, что твердую скорлупу гекконов считают (например, Кашкаров-Станчинский, 1935) примитивным признаком в противоположность мягким скорлупам змей и ящериц.

Я располагал для своего исследования скорлупами следующих видов рептилий: *Alligator sinensis, Crocodilus niloticus, Emys europaea, Testudo horsfieldi, T. graeca* (*-ibera*), *Trionyx sinensis*.

Из небольших кусочков скорлупы перечисленных форм делались шлифы, причем, помимо обычной заливки в канадский бальзам и шлифования на оселке, мною были испробованы и «кислотные» шлифы д-ра Шмидта, давшие, однако, значительно худшие результаты.



Фиг. 8. Строение отложений извести в скорлупе различных рептилий: 1) трионикс; 2) наземная черепаха; 3) ящерица; 4) гекконы; 5) крокодилы; 6) птицы (для сравнения).

Обозначения: *B* — волокнистая оболочка, *C* — отдельности, *P* — пластинки извести, *M* — «сосочки» (в скорлупе птиц и крокодилов)

От каждой формы изготовлялись шлифы как радиального, так и тангентального к поверхности яйца направления, что позволяло достаточно полно судить о строении скорлупы.

Кроме того, мною были осмотрены известковые образования оболочек ящериц (*Lacerta agilis, saxicola*) и ужа (*Natrix natrix*).

После этих предварительных замечаний переходим к описанию скорлупы различных видов.

Trionyx. Известковая скорлупа *Trionyx sinensis*, насколько я знаю, здесь описываемая впервые, составлена, как это показывают и радиальные и тангентальные шлифы, из призматических отдельностей, лежащих в один ряд (фиг. 8).

Плотно соприкасаясь своими краями, эти отдельности, имеющие на тангентальных шлифах полигональные очертания, образовали как бы торцовую мостовую. Поры, так правильно построенные и такие многочисленные у птиц, здесь редки и представляют собой просто неправильные щели в углах, образованных схождением многих отдельностей.

Какого-либо слоя, лежащего кнаружи от слоя отдельностей, вроде, например, кутикулы птичьего яйца, не наблюдается. На радиальных шлифах видно, что границы между отдельностями в общем перпендикулярны к поверхности яйца. Обращенные внутрь яйца основания отдельностей имеют закругленную форму и погружены в подскорлуповую оболочку.

Таким образом каждая отдельность представляет собою призму, верхнее основание которой почти плоское, нижнее — выпуклое и приближается к полушарию.

Внутри отдельности можно заметить слоистость, почти параллельную поверхности в верхней части, более круто изогнутую в средней части, а в нижней образующую концентрические круги (иногда эллипсы) вокруг некоей средней точки, лежащей в центре полушария — нижнего основания призмы. В этой средней точке иногда можно заметить зернышко, повидимому, аналогичное описанным в свое время для птиц (Натузиус). Слои, довольно отчетливо заметные, повторяются у всех рядом лежащих отдельностей.

Помимо слоев, в отдельности заметна еще и радиальная структура, центром которой является та же точка, что и для концентрических слоев. Линии, идущие от этого центра, естественно, сильно расходятся между собой в удаленных участках отдельности.

При большой осторожности удается иногда, работая иглой, отделить под микроскопом кусочки отдельности, ограниченные такими радиальными линиями, причем оказывается, что это иголочки кристаллов.

Радиальное строение отдельности прекрасно видно и на тангентальных шлифах.

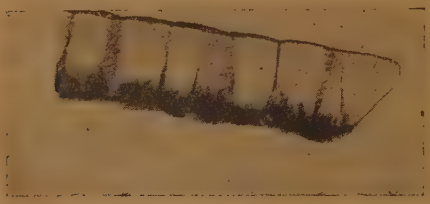
В заключение следует сказать, что нижним выпуклым основанием отдельность сидит в подскорлуповой оболочке, отдельные волокна которой проходят сквозь, как то видно на полусхематическом рисунке фиг. 8. Центр отдельности при этом находится обычно немного внутрь от верхней границы волокон.

Прилагаемая схема поясняет строение отдельности (фиг. 9).

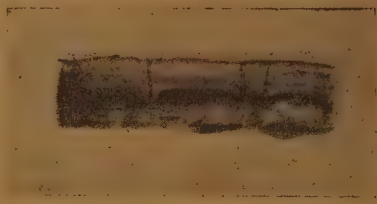
Testudo. Известковая скорлупа *Testudo graeca* описана Ландуа (l. c.) так схематично, что я считаю нужным привести ее описание, составленное по моим материалам. Она состоит также из призматических отдельностей, образующих подобие «торцовой мостовой» на наружной поверхности яйца; также малочисленны и неправильны поры. Но сами отдельности, как видно из фиг. 10 радиального

шлифа, имеют большей частью форму не высокой, как у *Trionyx*, а низкой призмы с диаметром основания, равным или большим, чем ее высота. Площади основания отдельностей, так в общем мало разнящиеся у трионикса, тут вариируют в очень широких пределах, что изображено на прилагаемой общей схеме строения известковых скорлуп.

В связи с наличием очень широких и относительно более плоских отдельностей несколько нарушается и правильная микроструктура, описанная нами у трионикса. Правда, почти все отдельности имеют свою центральную точку, от которой радиальные линии — границы иголочек кристаллов — расходятся совершенно прямолинейно. Но концентрические слои как бы приплющены с наружной сто-



Фиг. 9. Радиальный шлиф известковой скорлупы яйца *Trionyx sinensis*. Видна радиально концентрическая структура отдельностей



Фиг. 10. Радиальный шлиф известковой скорлупы *Testudo*

роны и имеют эллипсообразный вид вблизи от центра, становясь вдали от него параллельными поверхности яйца, что прекрасно видно на фиг. 11.

Иногда имеется два и больше центров, причем кристаллы одного из них не отграничены от кристаллов другого и дают общую отдельность.

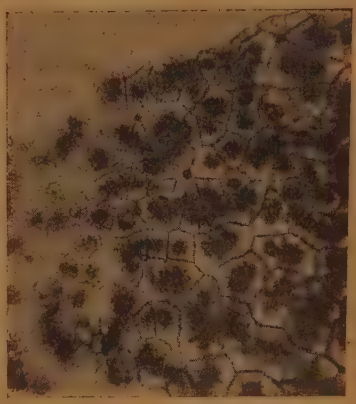
Просмотренные мною шлифы известковой скорлупы яиц *Testudo horsfieldi* показывают, что она чрезвычайно близка по этому признаку к *T. graeca*, причем даже малопрозрачный слой, расположенный у греческой черепахи недалеко от центра (фиг. 8, *2*), повторяется и у нее.

Основания отдельностей сидят, как и у трионикса, в слое под скорлуповой оболочкой, но, как кажется, несколько менее глубоко; центры отдельностей лежат на самой наружной поверхности этого слоя.

Emys. Строение скорлупы *Emys europaea* уже было обследовано и послужило Шмидту для его обобщения о строении скорлупы (l. c.), поэтому мы ограничимся лишь беглыми замечаниями.

При сравнении скорлупы яиц *Emys* с таковой трионикса и обеих наземных черепах можно, пожалуй, сказать, что она занимает сред-

нее между ними положение. Отдельности ее построены, как показал Шмидт, по такому же радиально концентрическому типу, как и у вышеописанных форм, но каждая отдельность шире, «толще», чем у трионикса, не будучи в то же время такой большой, как у обеих *Testudo*. Вариации в размерах отдельностей также меньше, чем у этой последней. Поры также неправильны, но более часты, чем у предыдущих форм. Наконец, основания отдельностей также сидят в подскорлуповой оболочке, волокна которой их пронизывают.

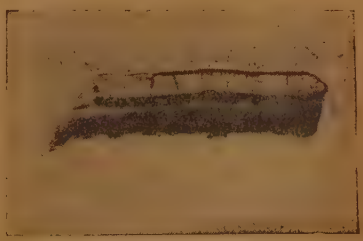


Фиг. 11. Тангентальный шлиф известковой скорлупы яйца *Emys*

На прилагаемой фотографии тангентального шлифа известковой яйцевой скорлупы этой черепахи (фиг. 11) прекрасно виден общий характер «торцовой мостовой» — типичной формы группировки отдельностей у черепах. В некоторых отдельностях видна радиальная структура.

Таким образом строение известковой скорлупы из невысоких призматических отдельностей, повидимому, типично для черепах, так как скорлупы таких далеких форм, как трионикс, *Testudo*, *Emys* и описанная Агассицем и Кларком (l. c.) *Chelydra*, различаются лишь размерами отдельностей, совершенно сходных по структуре и ориентировке материала.

Фиг. 12. Радиальный шлиф известковой скорлупы яйца *Alligator sinensis*



Фиг. 13. Радиальный шлиф известковой скорлупы яйца геккона (*Gymnodactylus caspius*)

Последняя соответствует вполне тому, что имеется в сферокристалле, и я могу на основании своего материала только подтвердить для черепах вышеупомянутое заключение Шмидта.

Crocodilia. Известковая скорлупа аллигатора (*Alligator sinensis*), описываемая здесь впервые, сильно отличается по строению от таковой черепах, приближаясь скорее к птичьему типу.

Как видно из радиального шлифа (фиг. 12), внутреннюю поверхность скорлупы образуют сосочкообразные выступы.

В их строении можно подметить, правда, менее отчетливо, такую же структуру, как и в вышеописанных отдельностях известковой скорлупы черепахи. Однако в расположении радиальных линий имеется меньшая правильность: они часто бывают изогнуты или изломаны. Сам сосочек, помимо этого, разбит немногими трещинами, также имеющими в общем радиальное направление и искажающими правильность тонкой радиальной штриховки. Самый конец сосочка настолько густо пронизан волокнами подскорлуповой оболочки, в которой он сидит, что на шлифах, даже самых тонких, невозможно увидеть в нем центрального зернышка с расходящимися по радиусам штрихами, указанного нами у черепах.

Концентрическая слоистость заметна в сосочке хуже, чем в отдельностях скорлупы черепах. Отдельные слои тоньше, менее ясно отграничены друг от друга. Большие радиальные трещины, разбивающие сосочек, нарушают правильное концентрическое расположение слоев, которое сохраняется лишь в общем.

Между отдельными сосочками имеются значительные пустоты, постепенно сходящие на-нет по направлению к наружному слою. Большинство из них кончается в нижней трети толщины скорлупы, отдельные доходят почти до поверхности; поры чрезвычайно редки.

На тангентальных шлифах видно, что сосочки далеко не имеют округлых выпуклых многогранников, как отдельности скорлупы черепах. Прилагаемая схема (фиг. 8, *б*) показывает, что сосочки, в особенности в верхней своей части, имеют сложные звездообразные очертания.

Следующий слой скорлупы, образованный слиянием вершин сосочков, менее прозрачный, чем последние, состоит уже из параллельных слоев, лишь слегка волокнистых. Из радиальных штрихов, очень многочисленных у основания сосочка, в этот слой заходят лишь очень немногие, а переходят сквозь него лишь те крупные трещины в сосочках, о которых говорилось выше. Границы между сосочками продолжаются и в этом слое, но очертания каждого сосочка еще более неправильны, чем в верхней части предыдущего слоя. Наконец, самый наружный слой скорлупы почти такой же прозрачный, как и слой сосочков.

Радиальные штрихи совершенно отсутствуют, видны только границы между продолжениями сосочков. Слоистость, хорошо заметная в этом слое, строго следует поверхности яйца, которая имеет волнистое, слабо бугорчатое строение. Этот верхний слой и в особенности его самая наружная часть напоминают своею прозрачностью и гомогенностью кутикулярный слой скорлупы птиц.

У *Crocodilus niloticus* скорлупа построена чрезвычайно сходно со скорлупой аллигатора. Единственное сколько-нибудь заметное различие заключается в том, что средний ее слой более прозрачен, чем таковой аллигатора, а слоистость скорлупы в общем более заметна.

Таким образом мой материал подтверждает и сферокристаллический характер скорлупы крокодилов.

Скорлупа птиц (фиг. 8, *б*), отличающаяся маленькими размерами сосочков и наличием особого наружного слоя — кутикулы,— имеет, как говорилось выше, также сферокристаллическое строение.

Rhynchocephalia. У гаттерии яйцевая оболочка «мягкая» и известь в ней встречается, по Денди (l. c), в виде красивых дендритов и звездочек кристаллов на самой наружной поверхности яйца.

Squamata. У имеющих мягкую скорлупу змей отложения извести обследованы лишь у немногих видов. Натузиус (1883) говорит, что в яйцевой оболочке питона (*Python bivittatus*) известь встречается в виде плоских розеток кристаллов, лежащих на самой поверхности. Иногда известь принимает форму круглых бляшек или даже мелких круглых телец, лежащих в толще скорлупы.

Натузиусом же описаны в яйцевой оболочке ужа образования, которые он считает за «рудименты» сосочков птиц.

Я просмотрел значительное количество яйцевых оболочек ящерицы (*Lacerta agilis, saxicola*), принадлежащих как уже к отложенным, так и к вынутым из яйцеводов яйцам. На основании этого материала можно сказать, что известь появляется лишь в оболочках вполне сформированных яиц незадолго до их откладки. До того, как скорлупка полежала на воздухе и ее поверхность подсохла, никаких отложений извести подметить не удается. После подсыхания на поверхности волокнистой оболочки появляются многочисленные, близко друг от друга лежащие, полигональные пластинки, форма и расположение которых хорошо видны на фиг. 15. Они прекрасно видны на просветленных препаратах кусочков скорлупы и даже под сильным увеличением не показывают сколько-нибудь определенной структуры, хотя несколько слившихся пластинок образуют иногда подобие звездочки. На радиальных шлифах видно, что они лежат на поверхности или в самом верхнем слое волокнистой оболочки. Известковая природа этих образований доказывается обработкой кусочков скорлупы кислотами.

Приблизительно такую же картину я наблюдал в яйцевых оболочках круглоголовки (*Prynocephalus caudivolvulus*), агамы (*Agama sanguinolenta*) и т. д.

Очевидно, и мои прямые наблюдения это подтверждают, что Натузиус (l. c.) имел в виду именно эти маленькие известковые комочки при описании яйца ужа.

В общем можно принять, что отложения извести в скорлупе Squamata представлены пластинками или маленькими шаровидными тельцами, розетками кристаллов вроде описанных Натузиусом у питона.

Все эти образования лежат в верхних частях оболочки или на ее поверхности и образуются после ее подсыхания на воздухе.

Как указано во вводных замечаниях к этой главе, у огромного большинства ящериц и змей мягкие кожистые яйцевые оболочки содержат очень немного извести и только у гекконов и, может быть, у некоторых змей они, подсыхая после откладки, дают твердую известковую скорлупу.

Описание такой богатой известью скорлупы змеи дает Натузиус, но, к сожалению, на этикетке яиц, купленных им в лавке естественно-исторических товаров, значилось только «змея», и принадлежность их к какому-либо виду установить невозможно. В скорлупе этих яиц Натузиус нашел известковые образования, в миниатюре напоминающие отдельности, найденные в яйце «черепахи» (также без более точного определения). Однако ввиду отсутствия удовлетворительной этикетки мы будем в дальнейшем принимать в расчет это указание, которое могло относиться и к черепахе.

Известковая скорлупа яиц различных видов очень интересного семейства гекконов до сих пор не подвергалась, насколько известно, микроскопическому исследованию.

Мною просмотрены в этом отношении скорлупки яиц *Crossobamon eversmanni* и *Gymnodactylus caspius*, т. е. гребнепалого и туркестанского гекконов.

Известковая скорлупа яйца первого необычайно тонка, лежит на, также очень тонкой, подскорлуповой оболочке и отличается полным отсутствием пор.

На радиальных шлифах видно, что скорлупка состоит из двух нерезко отграниченных слоев: наружного менее и внутреннего более прозрачного, непосредственно лежащих на подскорлуповой оболочке. Скорлупа состоит из неправильно столбчатых призматических кристаллов, внутри которых заметны, в особенности у краев, более мелкие, слагающие их, кристаллы.

На тангентальных шлифах как нижние, так и верхние слои скорлупы одинаково представляют собой сложную мозаику полигональных мелких кристаллов, видимых в поперечном разрезе.

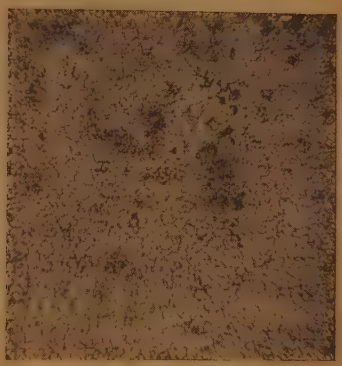
Никаких структур, хотя бы только напоминающих радиально-концентрическое строение отдельностей скорлупы яиц черепах или сосочков таковой крокодилов, в кристаллах скорлупы яиц гребнепалого геккона не обнаружено. Известковая скорлупа туркестанского геккона также не имеет пор.

На радиальных шлифах она показывает, однако, не двух-, а четы-

рехслойное строение. Внутренний слой так же прозрачен, как и в вышеописанной скорлупе гребнепалого геккона, и существенно от него не отличается. Однако вместо одного наружного непрозрачного слоя имеются два, разделенные тонким прозрачным слоем (фиг. 13 и 14). При большом увеличении видно, что малая прозрачность обоих этих слоев обусловлена присутствием многочисленных малопрозрачных желтоватых зернышек (напоминающих, повидимому, «Phosphatkörnchen» скорлупы птиц).

Так же, как и у гребнепалого геккона, скорлупа состоит из отдельных крупных кристаллов, в которых местами видны составляющие их более мелкие. В прозрачном нижнем слое прекрасно видна горизонтальная слоистость кристаллов и совершенно отсутствуют всякие признаки радиально-концентрических структур отдельностей скорлупы черепах и сосочков скорлупы крокодилов.

Фиг. 14. Тангентальный шлиф известковой скорлупы яйца того же вида, что и на фиг. 13.



Фиг. 15. Известковые пластинки на поверхности волокнистой оболочки яйца ящерицы (*Lacerta saxicola*). Отмечены *X*

Отдельный кристалл в скорлупке геккона проходит всю ее толщу, и тем самым в каждом кристалле содержатся все четыре ее слоя.

Таким образом можно думать, что скорлупа яиц гекконов не имеет сферокристаллического строения.

Выводы

Рассмотренный нами материал позволяет сделать следующие выводы:

1. Известь встречается в яйцевых оболочках огромного большинства рептилий (исключение — живородящие формы).

2. В оболочках рептилий известь обнаружена в трех основных формах: сферокристаллов, пластинок и столбчатых кристаллов.

3. Первая форма характерна для черепах, крокодилов и птиц. При этом наиболее примитивно построена скорлупка у первых, где она состоит из призматических отдельностей. У крокодилов и в особенности у птиц вершины отдельностей сливаются в сплошной слой.

4. Для гаттерии и большинства Squamata характерно залегание извести в оболочке в виде пластинки, плоских звездочек, иногда дендритов, но не сферокристаллов.

5. Скорлупа яиц гекконов состоит из столбчатых кристаллов, опять-таки не имеющих сферокристаллического строения.

6. Таким образом по форме известковых отложений и яйцевой оболочке рептилий можно разделить на две группы: с одной стороны, имеющие сферокристаллические известковые отложения черепахи, крокодилы, многие ископаемые формы (*Protoceratops*, яйца, приписываемые птеродактилю, и т. д.) и птицы; с другой стороны, имеющие отложения извести в виде пластинок: гаттерия, змеи и ящерицы. К этой же группе относятся и вторично получившие твердую оболочку из столбчатых кристаллов гекконы.

Такая резкая разница в форме отложения извести в скорлупе между чешуйчатыми и гаттерией, с одной стороны, и всеми другими рептилиями и птицами, с другой — опровергает предположение, что твердая скорлупка яиц гекконов является примитивной по сравнению с кожистыми скорлупами других ящериц и змей, так как сближается с твердыми скорлупами крокодилов и черепах.

Действительно, резкая разница в строении кристаллов извести в той и другой указывает скорее на их конвергентность и независимое происхождение.

Белковая оболочка. О третьей оболочке, одевающей иногда яйца рептилий и называемой, по аналогии с птицами, «белком», можно, на основании литературных данных, сказать следующее: она лежит между волокнистой оболочкой и желтком, имеет студневидный характер, богата водой; по химическому составу — это смесь простых белков, в которой имеются муцины и мукоиды (Needham, l. c.). Обычно она гораздо плотнее соответствующей оболочки птиц [Кларк (l. c.) и др.].

Белковая оболочка имеется у черепах и крокодилов. Ее заведомо нет у гаттерии, ящериц и змей.

Примечание. Относительно последних имеется, правда, указание Натузиуса, что он нашел тонкий слой белка у питона, но так как он имел дело с вареным яйцом, то, судя по строению яиц других змей, надо думать, что это был какой-то артефакт.

Сильное разбухание яиц последних двух групп в яйцеводах после оплодотворения, которое можно было бы счесть за восприятие белка

внутри желтка, в противоположность крокодилам и черепахам, в действительности присуще и желтку этих последних [Агассиц и Кларк (l. c.)].

Ископаемые яйца рептилий

Если яйца амфибий совершенно неизвестны в ископаемом состоянии, то находки яиц рептилий описаны давно. Ван-Страелен (Van Straelen, 1928) в своей обзорной статье указывает довольно значительное число случаев их нахождения в ископаемом состоянии, из которых от семи до десяти (принимая во внимание сомнительные) падают на мел, остальные на кайнозой.

Среди первых следует отметить многочисленные и хорошо сохранившиеся яйца из Батского яруса Глочестершира, считаемые большинством (Sceeley, Karruther) за яйца птеродактиля.

Несмотря на довольно большие размеры (38 × 24—26 мм), они имеют очень тонкую (0.3 мм) светлосерую оболочку, мало обизвествленную и гибкую. На последнее указывает присутствие больших вмятин на поверхности яиц, не сопровождающихся разрывом оболочки. Известь показывает тем не менее деление на сосочковый и кристаллический слои.

Яйца из того же Батского яруса Оксфордшира, принадлежащие, судя по размерам, двум разным видам, имели также кожистую скорлупу. Более крупные из них интересны своей гетерополярностью. Напомним, что это типичное для птиц явление не встречается у современных рептилий.

В противоположность вышеописанным яйцам с мягкой яйцевой оболочкой, яйца *Protoceratops*, найденные в мелу Монголии, отличались толстой (1 мм) известковой скорлупой с прекрасно выраженным сосочковым и «кристаллическим» слоями.

В той же Монголии (Chonji Cliff) были найдены яйца рептилий с еще более толстой (1.5 мм) известковой скорлупой.

Наконец, твердой скорлупой отличаются и фрагменты яиц из гольта Франции (Дувр и т. д.).

Довольно многочисленные находки яиц рептилий в третичных и четвертичных отложениях представлены преимущественно яйцами черепах и имеют как кожистую, так, в других случаях, и известковую скорлупу.

Совершенно исключительный интерес представляет собой недавно опубликованная (Орлов, 1935) заметка о нахождении ископаемого яйца рептилии в нижнепермских отложениях Техаса. Найденный рядом скелет *Ophiacodon* позволяет думать, что яйцо принадлежит ему же. К сожалению, в литературе еще нет описания этого яйца.

Функции яйцевых оболочек рептилий

Функции оболочек яиц рептилий, насколько я знаю, не подвергались экспериментальному изучению и вообще почти неизвестны. Принято только, что они «защищают зародыш от высыхания».

Для подтверждения этого положения я проделал простые опыты, сводившиеся к следующему: брались яйца ящерицы с начавшим развиваться зародышем, причем половина яиц данной кладки оставлялась нетронутой, а у другой половины яиц прорезывалось маленькое (4 мм²) отверстие в яйцевой оболочке, в стороне от зародыша. Отверстие прорезывалось тонкими ножницами и скальпелем, причем после некоторой тренировки удалось достигнуть того, что поверхность яйцеклетки не повреждалась. Затем подопытные и контрольные яйца клались вместе на дно блюдечка или кристаллизатора, посыпанное песком, и выставлялись на улицу в затененное место. Опыты были произведены в Крымском государственном заповеднике (лето 1935 г.) с тремя кладками (*Lacerta saxicola*) по 4 яйца каждая и в Московском государственном университете (1936) с двумя кладками (*Lacerta agilis*) по 6 яиц каждая. В обоих случаях результат опыта был вполне сходен и очень отчетлив. Подопытные яйца высыхали и сморщивались в несколько часов, в то время как контрольные развивались нормально в течение пяти дней (дальше опыты были прекращены).

Примечание. Амниотический пузырь высыхал последним, и только тогда наступала смерть зародыша.

Из опыта следует, что оболочка яйца, и именно волокнистая, так как у ящериц нет известковой, действительно защищает яйца рептилий от высыхания.

Однако, помимо этой, ведущей функции, у нее есть и целый ряд других: она придает форму и не позволяет растекаться огромному и очень жидкому желтку ящериц и змей, а где он, как у крокодилов, черепах и птиц, окружен белком, препятствует растеканию этого последнего. Химически очень стойкая и, как кажется, совершенно не подверженная бактериальным атакам, волокнистая оболочка является тем фильтром, который ограждает яйцо, а где есть белковая оболочка, также и эту последнюю от нападений бактерий.

Волокнистая оболочка защищает яйцо и зародыш от механических повреждений, отчасти от нападений хищников и т. д.

Твердая известковая оболочка, всегда развивающаяся поверх волокнистой, чрезвычайно повышает способность яйца сопротивляться механическим повреждениям, и в этом отношении она — чрезвычайно прогрессивное образование.

Примечание. Последнего нельзя, правда, сказать про яйца геккона, имеющие хотя и известковую, но необычайно хрупкую скорлупу.

Однако, кроме того, известковая скорлупа, по крайней мере в некоторых случаях, способствует и защите яиц от высыхания. Например, яйца гекконов имеют, как мы видим, чрезвычайно тонкую волокнистую оболочку и необычайно толстую (сравнительно) известковую и тем не менее способны развиваться в чрезвычайно сухих местах и, повидимому, не более подвержены всяким внешним воздействиям, чем, например, яйца ящериц.

О функциях белковой оболочки можно, по аналогии с птицами, сказать, что она дает питательный материал зародышу и, кроме того, является запасом воды для последнего.

Кроме того, может быть, она играет какую-нибудь роль в защите зародыша от ударов о твердые оболочки при толчках извне, но это мне кажется сомнительным, так как у рептилий белка, как правило, так немного, что яйцо по всему своему экватору касается или почти касается твердой яйцевой оболочки.

Строение яйцеводов амфибий и рептилий

Уже во введении нами было отмечено, что яйцевые оболочки являются производными тела самки, точнее — ее яйцеводов.

Поэтому, если мы задаемся целью уяснить себе возможности развития яйцевых оболочек рептилий из таковых амфибий, то следует, хотя бы кратко, остановиться на строении яйцеводов тех и других.

Как известно, яйцеводы амфибий, так же как и рептилий, развиваются из мюллерова протока, т. е. имеют у тех и других общее происхождение.

Обратимся теперь к плану строения яйцевода, который у рептилий состоит, по Гирсбергу (Giersberg, 1922), из внутреннего эпидермического слоя, слоя кольцевых мышц, соединительнотканной, сосудистой прослойки, слоя продольных мышц и одевающего весь орган peritoneum'a. Это строение (характерное для воронки яйцевода рептилий) в следующих отделах осложняется тем, что в соединительнотканную прослойку вдаются железы трубчатого типа, являющиеся дериватами внутреннего эпителиального слоя.

Яйцеводы амфибий, по Лебрену (Lebrun, 1891), состоят из тех же слоев, только мускульные у них выражены очень слабо. При этом внутренняя эпидермическая выстилка у Triton на всем протяжении органа сохраняет однослойный характер, собираясь, правда, в продольные складки, в то время как средний и отчасти задний отделы яйцеводов у бесхвостых амфибий (*Rana, Bufo, Alytes*) содержат многоклеточные железы.

Таким образом и план строения яйцеводов одинаков у амфибий и рептилий.

Выделяют яйцевые оболочки у тех и других только внутренний эпидермический слой и его производные — трубчатые железы.

В его дифференцировке можно наметить следующие моменты. В наиболее примитивном случае (*Triton*) однорядный ресничный эпителий содержит в себе одноклеточные железы, которые и выделяют все оболочки яйца.

У бесхвостых амфибий стенки яйцевода проходят, развиваясь, такую же стадию, но в дальнейшем в складках однорядного эпителия образуются трубчатые железы, между отверстиями которых эпидермис сохраняет однорядное строение, реснички и одноклеточные железы.

Наконец, у рептилий внутренний эпителий яйцевода также дает трубчатые железы, более длинные и сложные, чем у Anura, сохраняя между их отверстиями однорядный ресничный эпителий с одноклеточными железами.

Что касается типа секреции, то он также сходен: у рептилий железы яйцеводов мерокринны, как и у амфибий.

К сожалению, вопрос о форме, в которой образуется и выделяется секрет этих желез, не вполне ясен.

Однако можно считать вполне установленным, что у амфибий секрет является слизистым, слегка зернистым и не претерпевает после выхода в просвет яйцевода существенных изменений.

У рептилий секрет выделяется также жидким, но зернистым; попадая в просвет яйцевода, он, вследствие растворения бывших в нем ранее немногих гранул, становится гомогенным. Затем под влиянием каких-то, повидимому, биохимических, воздействий, исходящих из стенок яйцевода, в гомогенной массе начинают образовываться волокна, составляющие, как мы видим, материал, из которого построены яйцевые оболочки рептилий (Гирсберг).

Примечание. Оболочка образуется и вокруг неоплодотворенной яйцеклетки, а иногда и совсем без нее.

Можно суммировать вышесказанное следующим образом:

1. Яйцеводы амфибий и рептилий развиваются из сходного зачатка и имеют сходный план строения.

2. Сецернирующим слоем в обоих случаях является внутренняя эпидермическая выстилка яйцевода или ее дериваты — трубчатые железы.

3. В обоих случаях имеет место мерокринный тип секреции, причем секрет попадает в полость яйцевода в виде слизистой массы.

4. Секрет рептилий образует в дальнейшем волокна, в противоположность остающемуся неизменным секрету большинства амфибий.

Короче говоря, принципиальных различий в строении яйцеводов амфибий и рептилий, различий, которые бы делали невозможным

или маловероятным развитие твердых яйцевых оболочек из слизистых, — нет. Наоборот, в яйцеводах амфибий уже имеются основные морфологические особенности, характерные для рептилий.

Общие выводы об яйцевых оболочках амфибий и рептилий

Подведем итоги сказанному об оболочках рептилий и амфибий. Мы видели, что яйцевые оболочки последних часто бывают общими для многих яиц сразу, в то время как у видов, откладывающих на суше крупные яйца с «прямым» развитием, последние почти всегда бывают одиночными. Яйцевые оболочки всех амфибий богаты водой и имеют слизистый или студневидный характер, причем степень плотности их вариирует в довольно широких пределах. У некоторых амфибий внутренняя оболочка имеет, повидимому, волокнистую структуру. Встречающаяся у всех рептилий кожистая оболочка бедна водой и состоит из овокератинных волокон, чрезвычайно сходных по своему строению и расположению у всех рептилий, даже наиболее удаленных в систематическом отношении. Эта оболочка может быть покрыта сверху слоем гомогенного клейкого вещества (змеи) и, кроме того, в ней имеются отложения извести.

Последние резко разделяются по форме кристаллов на сферокристаллические (черепахи, крокодилы, птицы) и такие, где известь отлагается в виде бляшек, плоских розеток, звездочек и т. д. (что имеет место у Squamata). Гекконы отличаются столбчатыми кристаллами, не имеющими ничего общего со сферитами черепах и крокодилов, и должны быть признаны в отношении яйцевых оболочек не примитивными, а специализованными и конвергентными черепахам, крокодилам и птицам.

Примечание. К гекконам применимо указание А. Н. Северцова о выживании примитивных групп благодаря «эмбриоадаптациям».

В отличие от мультифункциональных оболочек амфибий, у которых трудно указать ведущую функцию, оболочки рептилий несут, помимо ряда дополнительных функций, важнейшую функцию защиты яиц от высыхания, которая выполняется главным образом волокнистой оболочкой.

Известковая оболочка, помимо значительного улучшения такой защиты, играет огромную роль в ограждении эмбриона от механических повреждений.

И все оболочки яиц амфибий и оболочки яиц рептилий являются продуктом выделения стенок яйцеводов. Последние развиваются у обеих групп из мюллерова протока и имеют одинаковый план строения и сходный тип секреции, причем секрет выделяется первоначально и у тех и у других в виде слизистой массы, лишь в дальнейшем кристаллизующейся у рептилий в волокна.

Изложенное дает, как мне кажется, право сделать следующие заключения о возникновении и эволюции волокнистых яйцевых оболочек рептилий:

1. Очень большое сходство волокнистых оболочек разных рептилий говорит о монофилетическом их происхождении, так же, как наличие во всех скорлупах извести свидетельствует, повидимому, об ее однократном появлении в течение эволюции.

2. Разница в строении известковой скорлупы между Squamata и всеми остальными говорит об ее дивергентном развитии.

3. Возникновение оболочек шло от мультифункциональных оболочек амфибий к оболочкам рептилий через усиление одной ведущей функции — защиты от высыханий, т. е. по пути специализации.

4. В связи с отмеченным мною наличием в яйцевых оболочках некоторых хвостатых амфибий волокнистых структур можно себе представить этапы, которые прошли оболочки рептилии при своем возникновении, следующим образом:

1. Слизистая бесструктурная оболочка.

2. Более плотная, студневидная, с намечающимися волокнистыми структурами.

3. Благодаря некоторому изменению химического состава секрета яйцеводов волокна, ранее мягкие, студневидные, приобретают большую плотность. Оболочка приближается по виду к таковым современным формам.

4. В скорлупе, уже состоящей из более или менее плотных волокон или вместе с возникновением последних, появляются и первые отложения извести.

Таким образом нужно думать, что на яйцах рептилий первично возникли «мягкие» волокнистые оболочки, имевшие одну лишь основную функцию — защиту от высыхания; толстые известковые оболочки, с функцией защиты яиц от механических повреждений, появились, повидимому, на уже образовавшихся волокнистых оболочках в порядке их дальнейшей специализации.

Из сказанного следует, что решающим моментом в эволюции яйцевых оболочек явилось сравнительно незначительное изменение в химическом составе секрета яйцеводов, приведшее к превращению провизорных мягких волокон оболочки амфибии в гораздо более плотные волокна оболочек рептилий.

Вопрос о том, какой или какие слои оболочки амфибий дали начало волокнистой оболочке рептилий, вряд ли, сам по себе, представляет интерес. Однако в связи с вопросом о первичности или вторичности белкового слоя он имеет некоторое значение. Принимая во внимание химический состав белка, как и слизистые оболочки амфибий, богатого муцином, а также и его слизистую консистенцию, можно, казалось бы, попытаться провести между ними гомологию,

причем основные изменения в этом случае свелись бы к большему разнообразию химических компонентов белка и, в частности, аминокислот, в нем встречающихся. Последнее можно было бы поставить в связь с той питательной ролью, которую он играет в яйцах Sauropsida. Однако за отсутствием личных наблюдений я отказываюсь от каких-либо гипотез, касающихся происхождения белковой оболочки.

Лаборатория эволюционной морфологии
Научно-исследовательского института
зоологии.
Московский государственный университет.

Поступило
в январе 1937 г.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Agassitz a. Clark, Embryology of the Turtle. Contr. to the Natur. History of USA. 1856.
[2] Bambeke-Van, Nouvelles recherches sur l'embriologie des Batraciens. Arch. de Biologie. I. 1880.
[3] Bernard u. Bratouschek, Die Nutzen der Schleimhülen für die Froscheiern. Biol. Zentralblatt. B. 11. 1891.
[4] Blasius, Über die Bildung, Structur und systematische Bedeutung d. Eischale b. Vögeln. Zeitschr. f. wiss. Zool. 15 B. 1865.
[5] Boulenger, On the Reptiles and Batrachia from Solomon Isl. Proceed. of Zool. Soc. of London. V. XII.
[6] Brehm's Tierleben, 4 Aufl. Bd. IV u. V. (Русск. перевод, 1914.)
[7] Clark, The Habits and Embryology of the Americ. Alligator. Journal of Morphology. 1891.
[8] Дарвин, Происхождение видов. Русск. перев.
[9] Dendy, Outlines on the Development of Tuatura. Quarter J. of Microscop. Sci. 1899.
[10] Eimer, Unters. über die Eier d. Reptilien. Arch. f. microscop. Anatomie. Bd. 8. 1872.
[11] Froböse, Microscop. Anatomie des Legedarmes und die Bildung der Kalkschale beim Huhn. Zeitschr. für Micr. anat. Forsch. B. XIV. 1927.
[12] Giersberg, Untersuchungen üb. d. Physiologie u. Histologie des Eileiters d. Rept. u. Vogel. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. 1922.
[13] Hubrecht, Die Phylogenese der Amnion. Verch. K. Akad. Amsterd. 1895.
[14] Hykes, Die Bedeutung der Gallerthüllen der Amphibieneiern. Biol. Lysty. 1927.
[15] Kammerer, Exper. Veränderungen der Fortpfl. Tätigkeit. Arch. f. Entwicklungsmech. 1907.
[16] Karruther, On Some Supposed Veget. Fossils. Quart. Journ. of Geol. Soc. Lond. 1871.
[17] Кашкаров, Станчинский, Курс зоологии позвоночных животных. 1935.
[18] Landois, Die Eischalen der Vögel in histologischer u. genetischer Beziehung. ZS. für wiss. Zool. 1867.
[19] Lebedinscky u. Menzel, Exper. über die Wiederstandsfähigk. d. Batrachieneies gegen Austrocknung. Verh. der Naturf. Gesellschaft. Basel. 1919.
[20] Lebrün, Recherches sur l'appareil génitale femelle des batraciens indigène. La Cellule, 1891.
[21] Мюллер Ф., За Дарвина. Русск. перевод.
[22] Nathusius, Über die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. ZS. f. wissenschaftl. Zoologie. 1868.

[23] Nathusius, Nachtrag. ZS. f. wiss. Zool. 1869.
[24] Nathusius, Über die Schale der Aepiornis etc. ZS. f. wiss. Zool. 1871.
[25] Nathusius, Über die Schale des Ringelhattereies. ZS. f. wiss. Zool. 1871.
[26] Nathusius, Die Eihaut von Python biwittatus. ZS. f. wiss. Zool. 1883.
[27] Needham, Chemical Embryology. Cambridge. 1931.
[28] Noble G. K., The Biology of Amphibia. N. York. 1931.
[29] Prevost et Dumas, Études sur le génération. Annales des Sciences Naturelles 1824.
[30] Ryder, The Origin of Amnion. Amer. Naturalist. 1886.
[31] Sarasin F. u. P., Ergebnisse naturwiss. Forsch. a. Zeylon. Bd. II. 1887.
[32] Schauinsland, Die Entwicklung der Eihäute der Reptilien u. Vogeln. Handb. der Entwicklungslehre. I B. I Th. 2 Abt. 1906.
[33] Schmidt, Die Kalkschale des Sauropsideneies, als geformten Secret. ZS. f. Morphol. u. Oekol. d. Tiere. 1928.
[34] Северцов А. Н., Этюды по теории эволюции. 2-е изд. 1922.
[35] Северцов А. Н., О факторах, определяющих продолжительность жизни многоклеточных животных. Русск. зоол. журнал. 1917.
[36] Северцов А. Н., Главные направления эволюционного процесса. 1935.
[37] Северцов С. А., К биологии размножения Tetraonidae. 1932.
[38] Storer, A Synopsis of the Amphibia of California. 1925.
[39] Straelen-Van, Les œfs des reptiles fossiles. Palaeobiologica. 1928.
[40] Voeltzkow, Biologie und Entwicklungsgeschichte der auss. Korpf. d. Krokodile. Abh. Senkenberg. Nat. Gesellsch. XXVI. 1899.
[41] Waldeyer, Die Geschlechtzellen. Handb. d. Entwicklungslehre. I Bd. I Abt. 1906.
[42] Wiedersheim, Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Zentralblatt. 20 Bd. 1900.
[43] Ziegler, Entwicklungsgesch. d. niederen Wirbeltieren. 1902.

A. SERGEEV. PHYLOGENY OF SOME EMBRYONAL ADAPTATIONS IN REPTILES

SUMMARY

The different embryonal adaptations raising the norm of attaining the full growth of embryos play a very important part in evolution.

Connected by Haeckel with «Cenogenesis» they were treated only as an antithesis of the Palingenesis,— as non evolutionary formations. A. N. Severtzov established that the cenogenesis is not an antithesis of the palingenesis and that they develop in connection with the evolution of the embryonal process. It was also he who showed the embryonal adaptations to be of the greatest importance in the evolution of many groups and in that of reptile ancestors as well. If there assist, however, some data with respect to the evolution of the amnion and allantois, no work has yet been devoted to the evolution of embryo-adaptation, i. e. to hard, not liable to drying up membranes of their eggs.

The purpose ot the present communication is to fill up this gap. To get a clearer understanding of the way in which hard egg-membranes arose, the adaptations of recent amphibia to developing their eggs out of water are considered in the first chapter.

At the same time it was established that, in spite of a very great number of such adaptations, the modes by which the problem of «out of water» is solved, are not numerous:

Eggs are laid:

1) In very small reservoirs (in the hollows of trees and so on).
2) On the banks of lakes (larvae falling into the water).
3) On the leaves over the water.
4) On land at some distance from the water burrows, cliffs, etc.
5) In frogs cloths.
6) Eggs develop near the body of either parent.
7) Eggs develop to the larval stage or later in oviducts.

The following features are characteristic for most of these species:

1. The egg laying in humid places or near water.
2. Jelly-like hygroscopical egg membranes prevent the drying up of the eggs.
3. The embryo in most species hatches in more advanced stages than in species of «water development».
4. The majority of species of the «land» development are distinguishable by a considerably larger quantity of yolk, than the normally developed ones, as it may be seen from the diagram (page 786) the left part of which represents the forms with water-development, while the right hand one shows those developed on land.

In some species this increase leads to the appearance of such purely reptile-characteristics, as a discoidal segmentation and a development without metamorphosis, when, for instance, a fully formed frog is hatched.

The second chapter deals with a microscopical structure of tertiary egg-membrane of amphibia, as yet but slightly investigated. As a method of studying, the preparation of microscopical freezing sections and their vital and supra-vital staining was used, since the usual treatment with alcohol results in inducing a series of artefacts in the membrane. The latter invalidate the previous descriptions of the structure of egg-membranes. On the ground of investigations carried out by the above method on the egg-membranes of all amphibia in the vicinity of Moscow (eggs of tropical form being unavailable in the present study), it became clear that, in contrast with the homogeneous membranes of Anura eggs, in the Urodela, the interior egg-membrane has a definitely fibrous structure and that the fibres consisting of a mucous substance lie parallel to the surface of the membrane (Figs 4 and 5, of which the former shows the fibres in the tegument of *Triturus vulgaris* and the latter — that of the axolotl).

The egg-membranes of amphibia fulfill a series of functions, namely the protection of tegument against jolting and mechanical lesions, the protection against beast of prey. The work of Lebedinsky and Menzel (1918) shows that the teguments are a good protection for eggs against drying up. For instance, the layings of the *Rana temporaria* may be developed without water during 112 hours. Hykes has demonstrated that the egg membranes protect the eggs against the sharp modification

of osmotic pressure. The membranes offer a barrier to bacteria, preventing too great proximity of the layings, and so on. However, these multifunctional formations are not at all indispensable for the developing embryo. Moreover, the germ develops even later in some cases, when deprived of egg-membranes.

The third chapter deals with the question of the construction of egg-membranes of reptiles. Their eggs are always single in contrast with those of amphibia and homopolar in contrast with those of the majority of birds.

Characteristic of all reptile-eggs is the presence of a fibrous shell composed of ovokeratine fibres. Its structure in some reptiles has talready been described (Nathusius, 1871, 188; Eimer, 1872) and its formation was studied in detail by Giersberg. Author's aim has been to establish on the basis of considerable material the similiarity of its construction and its diversity in various species. On the basis of the study of species enumerated on the page 793 it was stated that:

1) The morphological elements and the cementing substance are identical in all the examined species and wholly correspond to the literary findings.

2) The principle of the disposition of fibres which is an essential component of the fibrous tegument may be reduced to two systems of fibres, which, being parallel within one system of fibres intersect at right angles those of the other system. See, for instance, Fig. 7 (egg-membrane of Gymnodactylus).

3) The layers of longitudinal and transverse fibres generally alternate, amounting to 8—9 rows.

4) The difference in the construction of fibrous egg shall of different species amounts to a diversity in the thickness of the fibres and to the greater or smaller quantity of «Kolben», of intercellular substance, etc., or to some differences in the arrangement of the fibres. Sometimes it is one layer that becomes more developed, and others, one or several layers, may be replaced by tufts of intertwining fibres. In general, however, these differences are of secondary importance and the teguments of reptiles, even those belonging to groups so distant in their systematical disposition as tortoises, lizards, snakes, crocodiles, and tuatara (also birds) amaze one by the great similitude in their construction and component elements.

The fourth chapter is a continuation of the third, but it deals not with the question of construction of the fibrous egg-membrane of reptiles, but with the form of the imbedding in it of calcium.

In that part of work my aim has been to make a summary of all the separate statements existing in literature, regarding the construction of calcareous formation in the egg-membranes of reptiles (A. Agassitz and Clarck, 1856; Nathusius, 1871; and others). And besides it was

necessary to verify the statement made by Shmidt (1928) concerning the sphero crystalloid construction of the calcareous formation in the egg-membranes of *Sauropsida*, etc., as this author has based his findings concerning reptiles on the study of rather scanty material.

I have examined the plates of shells of the *Alligator sinensis*, of the *Crocodilus niloticus*, those of *Emys europea*, of *Testudo horsfieldi*, *T. graeca*, *Trionyx sinensis*, and of *Geckones* (Gymnodactylus and Crossobamon).

Sections of egg-shells of lizards (*Lacerta*, *Agama*, *Phr. nocephalus*) and these of snakes (*Natrix*) have been also examined.

The resulting findings permit us to arive at the conclusion that shell of tortoise is constructed of single pieces forming, as it were a tile-like paving (Fig. 1, radial plate across the shell of *Trionix*, № 2, *Testudo graeca* and the tangential plate across the shell of *Emys orbicularis*, Fig. 3). Every separate part shows the characteristic radial concentric structure particulary clearly seen on the Fig. 1.

The calcareous shell of crocodiles approaches more to the bird type (Fig. 4) as can be seen in scheme (Fig. 8) where it is marked by № 5. And here, too, the radial concentric structure is clearly marked. In the majority of Squamata the calcium of the shell is present in the form of single small plates or rosettes of crystals, but not of the sphero crystalloid construction (Fig. 6; the clarified egg-membrane of the lizard in clear space. *P* — calcareous plates. Fig. 3, on the scheme 8).

The hard solid calcareous shell of geckoes is not sphero-crystalloid, but is also formed of columnar crystals (Fig. 5, 6).

Consequently, according to the form of calx depositing in the teguments, the reptiles may be classed, as follows:

1) tortoises, crocodiles and birds with sphero-crystals, in egg shell, and

2) Squamata and Rhynocephalia with lamellar or with columnar crystals in it.

The author has not examined the albuminous membrane nor has he personally studied fossil eggs, the construction of calcareous shell of which is sometimes, as it seems, sphero-crystalloid (Van Straelen, 1928).

Some experiments carried out by me and consisting in removing a section (4 mm²) of the fibrous egg-membrane of lizards (without injuring the yolk itself) show that the cardinal function of this membrane is the protection of the egg against drying up.

As the tertiary egg-membranes of Amphibia, as well as those of tertiary of Reptiles, are the product of the secretion of the oviduct-walls, we attempted in the end of the work to draw a comparison between these organs in the two groups.

The comparison shows that the oviducts of Amphibia and those of Reptiles develop from similar „Anlage“ and have a similar construction

plan and that the sole secretion producer — the epithelium secretes according the merocrine type.

The secretion of reptiles, when first issued, is of the same mucous nature as that of amphibia, but later on, under the influence of the actions proceeding from oviduct-walls, it coagulates or crystallizes in the form of fibres.

Biefly rand rather incompletely summarized permit us to make the following remarks about the development of eggmembranes of reptiles.

1. The very great similarity in the construction of the fibrous egg-membranes of reptiles testify to their monophyletical origin. The incidence of calx in all fibrous membrane speaks for its appearing but once in the course of evolution.

2. The difference in the construction of the calcareous shell of the Squamata, on the one hand, and the rest, on the other, speaks for its divergent development.

3. The development of membranes proceeded from the multifunctional membranes of amphibia to those of reptiles owing to the strengthening of one leading function — the protection of eggs against the drying up viz., by the way of specialization.

In connection with the incidence in the mucous membrane of amphibia of fibrous structures one can figure the stages traversed by membranes of ancient reptiles, as follows:

1) The mucous structurless membrane.

2) The more solid jelly-like membrane with incipient fibrous structures.

3) The previously mucous membrane owing to a chemical change, not too great a one because the mucin and the ovokeratine are near to each other (Needham, 1931), in the composition of the secretion of the oviducts and to the appearance in the interspaces of the oviduct of a coagulating substance, secreted from its walls — now acquires a greater compactness approximating in character to the fibrous membranes of present day forms.

4. The calx, probably, appears, after the membrane became compact in further process of its specialization.

The question as to what layer or layers of the egg-membrane is of interest in connection with the question of the primary or secondary nature of the albumen.

Taking into account the mucous character of the albumen its ample mucin content, and so on, one could homologize the albumen with the mucous membrane of amphibia eggs, as has already been noted by Ziegler (1903).

As I have not made any studies of structure of albumen I refrain from any hypothesis on that subject.

I tender the deepest thanks to my chief prof. B. S. Matveiev.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. В. КИРИКОВ

СРАВНИТЕЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ЮЖНОУРАЛЬСКОГО ДУБРАВНОГО И БОРОВОГО ГЛУХАРЯ

(К вопросу о взаимоотношениях между высшими растениями и высшими позвоночными. Очерк II[1])

В широколиственных лесах южной оконечности Урала (Шайтан-тау) глухарь живет только весной, летом и осенью, а на зиму откочевывает в боры. Различные условия существования оседлого борового и прилетного дубравного глухарей вызывают различия в их образе жизни. Описание и сопоставление образа жизни глухаря в борах и дубравах составляет бо́льшую часть очерка, который заканчивается сравнением взаимоотношений глухаря и ореховки — двух характерных для биоценоза хвойного леса птиц, — к хвойным породам.

Понятие «географическая изменчивость» было введено систематиками и изучалось ими преимущественно на музейном материале.

Однако изменение морфологических признаков не есть главнейшее следствие влияния различных географических условий существования.

«Geography is the fundamental of Life» (Meinertzhagen, 1928). Вместе с изменением географических условий изменяются сроки главнейших биологических явлений: брачного периода, вывода потомства и др.; изменяются некоторые черты поведения животных и т. д. Различные условия существования приводят к тому, например, что птицы, оседлые в одной местности, становятся кочующими или даже перелетными — в другой.

С этой стороны представляет большой интерес изучение биологии глухаря (обычно считающегося и в огромном большинстве местностей действительно являющегося оседлым) в широколиственных лесах южной оконечности Урала, где он живет лишь весной, летом и осенью и покидает их на зиму, переселяясь в боры.

---

[1] Очерк I «О связях между ореховками и елями» напечатан в № 6 Биологической серии Известий Академии Наук СССР, 1936.

Связь между глухарем (*Tetrao urogallus* L.) и некоторыми хвойными породами была подмечена давно и очень часто отмечалась в литературе. Эти указания сводились к утверждению, что пища глухаря в зимнее время состоит почти исключительно из хвои (авторы имели дело, главным образом, с европейским глухарем и поэтому указывали на сосновую хвою).

Некоторыми исследователями, кроме того, сопоставлялась и связь в распространении. Так, Сабанеевым (1875) указывалось, что «южная граница распространения глухаря[1] совпадала прежде с границей сосновых боров». Аналогичное замечание находится и у Тачановского (1893), указывавшего, что в Европе глухарь не распространяется южнее сосновых боров. Для северной границы имеется замечание Плеске (1888) о том, что на Кольском полуострове глухарь в своем распространении (вертикальном и горизонтальном) строго придерживается границ сосны.

Особый случай тесной связи между глухарем и сосной (*Pinus silvestris*), выражающейся в ежегодных правильных перекочевках глухаря из сосново-лиственничных боров в широколиственные леса весной и обратно из них в боры осенью, был кратко отмечен Кириковым (1935, 1936) для южной оконечности Урала.

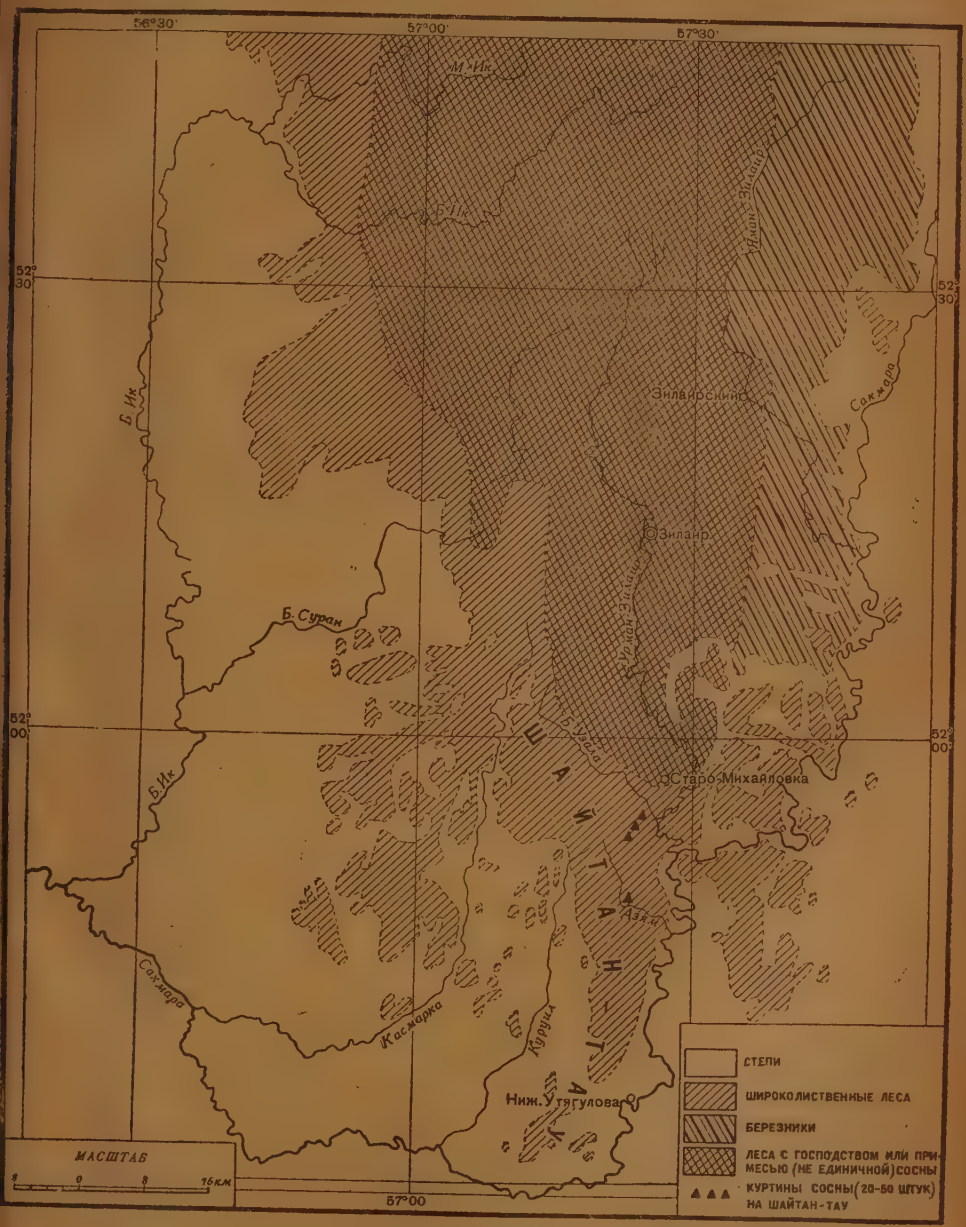
Дополнительное посещение этого района весной и летом 1936 г. и произведенные там наблюдения и сборы позволяют более подробно остановиться на взаимоотношениях сосны, дуба и глухаря и некоторых особенностях биологии этой птицы на южной оконечности Урала.

«Geography is the fundamental of Life», и поэтому прежде всего необходимо дать краткое описание дубово-липовых лесов Шайтан-тау, куда прилетают глухари, и примыкающих к ним с севера сосново-лиственничных боров пенеплена, где они частью живут оседло, частью отлетают на Шайтан-тау.

Шайтан-тау — останец южноуральского пенеплена, от которого он неприметно отходит на севере (примерно на линии течения р. Большой Узалы). На юге он простирается почти до поворота Сакмары (у ст. Кувандык), с востока ограничен р. Сакмарой, с запада — сначала р. Куруилом, потом р. Бухарчей (фиг. 1).

Шайтан-тау получил свое название недаром: высоко и круто поднятый над долинами рр. Сакмары и Куруила он так изорван в клочья многочисленными ущельеобразными каменистыми оврагами, что ровное место на нем можно встретить лишь на самом верху, на водоразделе между Сакмарой и Куруилом и Сакмарой и Бухарчей, да внизу по долинкам сбегающих с него речек и ручьев. Сыртовая водораздельная верхушка Шайтан-тау занята степью.

[1] Сабанеев имел в виду границу распространения глухаря в пределах б. Европейской России.



Фиг. 1. Карта южной оконечности Урала

Типчак (*Festuca sulcata* Hack.), сон-цветы (*Pulsatilla patens* Mill.), полынь (*Artemisia sericea* Weber), степная вишня (*Prunus chamaecerasus* Jack.), горчак (*Polygonum undulatum* Murr) составляют основной фон этой степи.

Значительную примесь к этим растениям составляют ковыль-волосец (*Stipa capillata* L.), травянка (*Dianthus deltoides* L.), бобовник (*Amygdalus nana* L.), чилига (*Garagana frutex* C. Koch.), крутай (*Echinops ritro* L.), девясил шершавый (*Inula hirta* L.), оносма (*Onosma simplicissimum* L.). Ковыль-цветун (*Stipa rubens* Smirn.) попадается редко. Эта сыртовая степь не широка — от нескольких десятков метров до километра; длина же ее почти равна длине Шайтан-тау, и лишь местами, на седловинах, степь прерывается, уступая место низкорослому, коряжистому дубняку и искривленному, изломанному навалами снега осиннику. Вниз от этой сыртовой степи, и по склону к р. Сакмаре и по склону к рр. Куруилу и Бухарче, тянется лес[1].

Сплошная полоса леса на Шайтан-тау (с севера на юг) почти так же узка, как и степная по сыртовой вершине.

Склоны Шайтан-тау изрезаны многочисленными оврагами, направленными на восточной стороне к Сакмаре, а на западной — к рр. Куруилу и Бухарче.

Южные склоны этих оврагов и междуовражные высокие увалы заняты каменистой кустарниковой степью. Заросли бобовника (*Amygdalus nana* L.), вишенника (*Prunus chamaecerasus* Jack.), чилиги (*Caragana frutex* C. Koch.), спиреи (*Spiraea hypericifolia* L.) перемежаются здесь с площадками скудной травянистой растительности из *Festuca sulcata* Hack., *Stipa capillata* L., *Aster sedifolius* L., *Artemisia sericea* Web., *Sedum hybridum* L., *Onosma simplicissimum* L., *Allium lineare* L.

Местами на южных склонах зелеными пятнами виднеются заросли казацкого можжевельника (*Juniperus sabina* L.), а скалистые обрывы и шлейфы россыпей придают этим склонам горный вид.

Северные склоны оврагов — лесные.

Особенно густ и непроходим липовый и смешанный липово-вязово-дубовый лес в нижней части овражных склонов по внутренним бортам многочисленных узких и глубоких распадков, отходящих от главных оврагов. Липовый подлесок, придавленный к земле навалами снега, разрастается в такую густую поросль, что летом

[1] По склону к р. Сакмаре лес и по условиям произрастания и по сохранности лучше, чем по склонам к рр. Куруилу и Бухарче. Поэтому из лесов восточного склона было образовано Усерганское лесничество, а леса западного склона были переданы в леса местного значения. Все наблюдения и сборы были сделаны на восточном склоне Шайтан-тау, в Усерганском лесничестве. (План его, с обозначением мест глухариных токов и выводков, см. на фиг. 2.)

сквозь нее местами нельзя пройти, и приходится пролезать, как волку. Травяной покров таких темных липняков состоит из тенелюбивых и теневыносливых растений: *Asarum europaeum* L., *Pulmonaria officinalis* L., *Aconitum septentrionale* Mart., *Orobus vernus* L., *Aegopodium podagraria* L. и др.

Ягодников нет никаких, за исключением рябины, поднимающейся выше липовой поросли.

Верхние части овражных склонов заняты светлыми дубняками, причем лучшие участки дубняка располагаются на ровных площадках — прилавках.

Только у самого верха овражной системы, где многочисленные распадки каждого главного оврага расходятся во все стороны, образуя как бы большие полуворонки, соприкасающиеся наружными краями друг с другом, дубняк тянется сплошной неширокой полоской, располагаясь в непосредственном соседстве с сыртовой степью по водораздельной вершине Шайтан-тау. Травяной покров в этих дубняках очень сильно отличается от покрова темных липняков и несравненно богаче их ягодниками.

Основной фон кустарниково-травяного покрова составляют вейник (*Calamagrostis* sp.), вишня (*Prunus chamaecerasus* Jack.), чилига (*Caragana frutex* C. Koch.), костяника (*Rubus saxatilis* L.), сон-цветы (*Pulsatilla patens* Mill.).

Необходимо отметить, что растительность (как древесная, так и травянистая) по дну оврагов очень резко отличается от растительности склонов. Как правило, все речки и ручьи, стекающие с Шайтан-тау, пересыхают летом в нижнем течении, и только в верхней части остается постоянно текущий ручеек.

Узкая полоска уремы, расположенной по берегам ручьев и речек, в самом низу состоит из одного вяза; травяной же покров — из злаков, среди которых господствует типчак (*Festuca sulcata* Hack.); кроме них — из клубники (*Fragaria collina* Ehrh.), кровохлебки (*Sanguisorba officinalis* L.), земляных орешков (*Filipendula hexapetala* Gib.) и др.

Выше к вязу примешивается черная ольха, постепенно заменяющая вяз. В ольхово-вязовой и черноольховой уреме травяной покров сменяется и превращается в чрезвычайно густую заросль крапивы, чистотела (*Chelidonium majus* L.), недотроги (*Impatiens noli tangere* L.) и таволги (*Filipendula ulmaria* Max.); местами попадаются куртины малинника (*Rubus idaeus* L.); гигантские дудники раскидывают над этим покровом белые зонтики.

В черноольховой уреме вода бежит по ручьям большей частью все лето.

Чем ближе к вершине, тем уже становится долина оврага и у самого верха почти исчезает совсем, превращаясь в узкую (3—5 м)

промоину. Древесная растительность исчезает со дна оврага и заменяется полосками тростника (*Phragmites communis* Trin.), осок (*Carox* sp.), таволги (*Filipendula ulmaria* Max.) и канареечника тростникового (*Digraphis arundinacea* Trin.).

В лесах Шайтан-тау сосна отсутствует совершенно, за исключением двух точек: на южном склоне к р. Азяму (в 10 км к западу от д. Малой Араслангуловой), высоко на скалах, среди кустарниково-каменистой степи прилепилась группа (около 30 шт.) низкорослых сосенок, и несколько маленьких куртинок сосны разбросано по каменистому крутому склону к р. Евтубе (в северной части Шайтан-тау).

Южная окраина уральских боров проходит немного севернее широколиственного леса Шайтан-тау, начинаясь почти сейчас же на север от р. Большой Узалы, от линии, соединяющей д. Старо-Михайловку и Ибрагимову.

Южная граница боров является вместе с тем и южной границей распространения глухарей в зимний сезон, т. е. южной границей оседлого глухаря на Урале.

Боры у д. Старо-Михайловки[1] были посещены мною в самом начале весны, когда еще лежал глубокий (50—70 см) снег. Кустарниковый и травяной покровы этих боров поэтому мне неизвестны, но общий характер леса — светлого каменистого бора — очень напоминал боры у Крепостного Зилаира (лесной кордон на месте б. Зилаирской крепости, в 50 км к северу от д. Старо-Михайловки и в 25 км к северу от г. Зилаира — б. Преображенского завода), где я был весной 1932 г., и боры у д. Сосновки (в 15 км к югу от г. Зилаира), кратко описанные Бобровым (1929)[2].

Материал по изучению образа жизни южноуральского дубравного глухаря был собран мною на Шайтан-тау в 1936 г. (28/III—31/III, 16/IV—15/V и 22/VII—4/IX), в 1934 г. (14/VIII—27/VIII) и в 1932 г. (13/V—31/V).

В качестве сравнительного материала по биологии борового глухаря я пользовался прежде всего материалом, собранным весной в борах у Крепостного Зилаира (11/IV—9/V 1932 г.) и в борах у д. Старо-Михайловки (1/IV—15/IV 1936 г.), и отчасти материалом, собранным в борах у с. Каноникольска (расположенного в 100 км к северу от южной границы сосново-лиственничных боров). Оттуда же у меня имеется осенний и зимний материал. В борах у Канониколь-

[1] На старой десятиверстке на месте Старо-Михайловки неправильно помечена д. Акзигитова.

[2] В травяном покрове этих боров Бобровым (l. c.) указываются *Dactylis glomerata* L., *Festuca pratensis* L., *Phleum Boehmeri* Wib., *Carex supina* Wahlb., *Trifolium lupinaster* L., *Trifolium montanum* L., *Dracocephalum Ruischianum* L., *Antennaria dioica* Gaertn., *Viscaria viscosa* (Scop), *Aster alpinus* L. и некоторые другие.

ска я был с 15/IX по 15/XII 1926 г. и с 20/I по 15/IX 1929 г. Весь собранный материал мне казалось удобным расположить по сезонам и начать описание с весны.

ВЕСНА

При изучении образа жизни дубравного глухаря прежде всего казалось важным установить точную дату прилета глухарей и начала их тока на Шайтан-тау, чтобы сравнить с началом тока на южной окраине боров.

Весна 1936 г., во время которой проводились эти наблюдения, выдалась поздняя и очень холодная. Вначале (с 28 марта по 1 апреля) я экскурсировал в северной части широколиственных лесов Шайтан-тау, около кордона Азям. Стояли лютые буранные дни с морозами до — 25° по утрам. Скорого прилета глухарей нельзя было ожидать, а белки, из-за которых я сделал здесь остановку на несколько дней, совсем не показывались в буранные дни, отсиживаясь в дуплах. 1 апреля я уехал отсюда на южную окраину уральских боров, в д. Старо-Михайловку, с тем, чтобы возвратиться на Шайтан-тау с первыми теплыми днями.

В Старо-Михайловке первый день, когда начал подтаивать снег в деревне, около домов, отмечен 3 апреля, но в лесу солнце еще не было властно над снегом, и только с 6 апреля появилась тонкая настовая корка. Первого токовавшего глухаря я услыхал 4 апреля и слышал его каждый день до 9-го. Токовик начинал петь очень поздно, после того как всходило солнце; несколько глухарей всегда держалось поблизости от него, но ни один не пробовал петь. 10-го и 11-го валила пурга, и токовик молчал. 13-го, 14-го и 15-го он снова начал петь. Только в последние два дня (14 и 15 апреля) солнце стало так пригревать, что утром по насту можно было ходить без лыж, не проваливаясь.

15 апреля я уехал из Старо-Михайловки на Шайтан-тау, чтобы вести там наблюдения над прилетом и током глухарей, выбрав для этого северную часть широколиственных лесов, отделенных от боров у Старо-Михайловки лишь небольшим пространством лиственного мелколесья по рр. Большой и Малой Узале.

В то время как в борах на пенеплене нигде, даже вокруг старых сосен на опушке, не было видно ни одного клочка вытаявшей земли[1], — на Шайтан-тау кое-где по южным склонам уже виднелись черные полоски вытаявшей земли, до 3—4 м шириной; на северных

[1] Глубина снега в борах у Старо-Михайловки (по измерениям 13 апреля в десяти точках, на расстоянии 50 м друг от друга) была от 46.5 до 56.5 см (№ 1—51 см; № 2—63.0 см; № 3—50.0 см; № 4—56.5 см; № 5—51.0 см; № 6—66.5 см; № 7—66.5 см; № 8—49.0 см; № 9—46.5 см; № 10—46.5 см).

же склонах снег был еще глубже, чем на пенеплене, и доходил до 71 см (измерения 18 апреля в уроч. Зимник).

До 20 апреля ни я, ни знакомые охотники, которым я поручил наблюдать за прилетом глухаря, не могли заметить глухарей, ни их следов или помета, при регулярном посещении старых токовищ и окрестностей их. Только утром 20 апреля около токовища в уроч. Зимник я впервые увидел следы глухарей и невдалеке нашел их ночевку, где под дубами лежали кучки помета, состоявшего из сосновой хвои. Глухари могли кормиться этой хвоей только в борах на пенеплене, так как сосны на Шайтан-тау нет нигде, за исключением нескольких десятков сосен по рр. Евтубе и Азяму. К тому же сосны по р. Азяму находятся среди открытой каменистой степи по южному склону и тоже далеко от уроч. Зимник.

В этот же день один из охотников видел пролетавших глухарей около Лосевой дороги, а другой заметил их около тока в уроч. Ареньян. Глухари, по всей вероятности, прилетели вечером или ночью 19-го, так как в том самом месте, где утром 20-го я нашел их следы и ночевку, я был 19-го утром и днем, и следов глухарей не было.

Начиная с 20 апреля, я уже видел каждый день или свежие следы глухарей[1] или их самих, но первое токование услыхал 24 апреля, а первое вечернее — 26-го, и первую пару глухарей (на току в уроч. Зимник) убил 27 апреля.

На основании наблюдений 1936 г. можно утверждать, что время прилета глухарей на Шайтан-тау совпадает (как и у многих настоящих перелетных птиц) с определенными фенологическими явлениями: наступлением теплых весенних дней и появлением больших проталин на южных склонах. На этих проталинах прилетевшие глухари находят и корм из листков вечнозеленого горного очитка (*Sedum hybridum* L.) и молодых ростков некоторых других травянистых растений (*Onosma simplicissimum* L., *Artemisia sericea* Web., *Fragaria collina* Ehrh.) и укрытие во время кормежки в густых зарослях кустарников (*Caragana frutex* C. Koch., *Prunus chamaecerasus* Jack., *Amygdalus nana* L., *Spiraea hypericifolia* L.).

Кроме этого, наблюдения над прилетом глухарей на Шайтан-тау и сопоставление их с началом тока на южной окраине боров позволяют заключить, что в борах на южной границе пенеплена токовики начинают петь раньше, чем начинается отлет глухарей в широколиственные леса Шайтан-тау. Нет никакого сомнения, что активность половых гонад у глу-

[1] Помет глухарей в это время состоял из непереваренных остатков дубовых веточек и листков некоторых травянистых растений. Остатков сосновой хвои, конечно, не было. Она не была найдена также ни у одного из убитых глухарей (11 шт.), хотя четверо из них были убиты в 3 км от сосен на Евтубе.

харей ко времени тока увеличивается. По отношению к настоящим перелетным птицам высказывалось предположение, что их перелеты связаны с повышенной деятельностью половых гормонов. Но, как справедливо указывал Wetmore (1926), «физиологическое состояние, сопровождающее миграцию, а иногда, возможно, и стимулирующее миграцию, сейчас не может рассматриваться как первоначальная причина, приведшая к выработке перелетов» (цитирую по Тугаринову, 1930).

По отношению к своеобразным миграциям глухарей из боров в широколиственные леса Шайтан-тау можно утверждать без всяких сомнений и оговорок, что повышенная деятельность половых гонад не есть причина, заставляющая мигрировать глухарей, а лишь сопутствующее явление. Действительно, одна и та же причина не может вызывать два одновременных и противоположных следствия: и отлет глухарей на Шайтан-тау и оставление их в оседлом состоянии на южной окраине боров.

В леса Шайтан-тау прилетают как взрослые, хорошо поющие глухари, так и молодые, совсем не умеющие петь и только хрюкающие[1]. (Русского особого названия таких глухарей я не знаю и поэтому буду называть их так, как зовут в Полесье,—«крэкатнями».) Кроме хороших певунов и только хрюкающих «крэкатней», на токах Шайтан-тау наблюдались также глухари, уже начинавшие петь, но плохо и с большими перерывами, и державшиеся вместе с «крэкатнями» на окраинах тока.

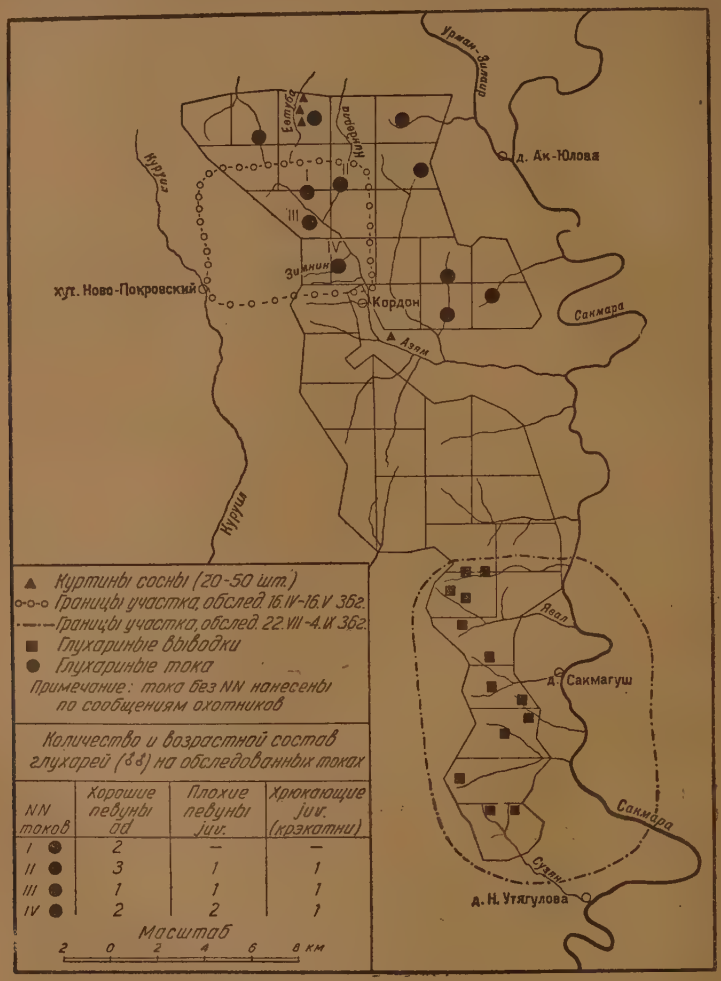
После того как на одном из токов (в уроч. Зимник) были убиты оба токовика, певшие в крупном дубняке на прилавке, туда (в центр тока) стали прилетать как оба плохо токовавших глухаря, так и крэкатень. Прилетали они туда поздно и сначала начинали петь и хрюкать на старом месте (по другую сторону оврага, метрах в 300 от прилавка), а потом уже на восходе перелетали к центру тока, куда собирались и глухарки.

Как состав глухарей на току (хорошие певуны, плохие певуны и только хрюкающие крэкатни), так и поведение их не отличается от наблюдавшихся в борах южноуральского пенеплена и других местностях. Количество же глухарей на отдельных токах Шайтан-тау меняется в зависимости от различных причин; тока 1936 г. были очень малочисленные (местные охотники объясняли это уничтожением глухарей на зимовках в борах). Как количество, так и состав глухарей, наблюдавшихся на отдельных токах в северной части Шайтан-тау, указывается на прилагаемом чертеже (фиг. 2).

Перемещение токов, на которое указывал Сабанеев (1875) для

[1] Может быть, в конце тока начинают петь и «крэкатни», так как 15 мая я слышал хрюканье «крэкатня», более частое, чем в начале тока, и начинавшее походить на «кадуканье» (теканье) и «скжиканье» (стрекотанье) токовиков.

Среднего Урала, мне не приходилось наблюдать ни в широколиственных лесах Шайтан-тау, ни в борах. Глухари начинали и кончали петь на одном и том же току, и лишь крэкатни, в случае уничтоже-



Фиг. 2. Схематический чертеж Усерганского лесничества

ния в начале тока всех умеющих петь, повидимому, покидают токовище и улетают на другое.

Если начало глухариного тока на Шайтан-тау почти совпадает с их прилетом, в свою очередь совпадающим с установлением теплых весенних дней и появлением проталин, то конец его совпадает с концом весны. Глухари кончают петь, когда распустятся дубы и липы и листья на них почти окончательно разовьются.

В одной и той же местности, в зависимости от хода весны начало и конец тока значительно перемещаются во времени. В 1932 г. дубы на Шайтан-тау к 15 мая распустились совсем, и глухарь, убитый 15 мая на току в уроч. Зимник, пел с опущенным хвостом[1], а 21 мая на току в вершине Яры глухари хотя и наблюдались, но сидели уже молча. В 1936 г. 15 мая этот же самый лес стоял совсем голый, и не только на дубах, но даже на березах листья еще не начинали распускаться. Глухари (по сообщению охотников; я уехал с Шайтан-тау 16 мая) кончили петь в первых числах июня. При окончании тока на многих токовищах глухарок уже не бывает В начале же тока, когда начинает петь лишь первый токовик, около него вблизи всегда замечались как молчавшие глухари, так и глухарки. В широколиственные леса Шайтан-тау глухарки прилетают, повидимому, вместе с глухарями. Число яиц в кладке глухарок, прилетавших на Шайтан-тау, по сообщению лесников и охотников, нашедших в июне 1936 г. гнезда (при очистке делянок в уроч. Евтуба), было 7, 7, 8, 9. Как в борах, так и в широколиственных лесах, глухарки очень охотно устраивают гнезда в кучах хвороста или под вершинами срубленных деревьев. На Шайтан-тау, кроме того, гнезда глухарок иногда находились в густом липняке, неподалеку от светлых дубняков, где были тока. (Вообще, как это было замечено во многих местностях, выводки бывают неподалеку от токов.)

Расположение токов

В борах южноуральского пенеплена тока располагаются преимущественно в вершинах речек, ручьев и больших оврагов и гораздо реже — вдали от вершин, но и там, главным образом, по склонам к речкам и ручьям. Эту же особенность в расположении токов можно отметить для широколиственных лесов Шайтан-тау: большинство токов располагается здесь в вершинах спускающихся с него оврагов и большей частью в тех из них, где и летом бывает вода. Ни в борах пенеплена, ни в дубняках Шайтан-тау я почти не видел ни одного тока, где бы мне не мешал подходить весенний шум ручья или речки. Другая особенность, общая для боров и дубняков, заключается в том, что тока располагаются (почти без исключения) в непосредственной близости от полян со степной или луговой растительностью. Самый лес, где токуют глухари,— всегда чистый и светлый, без густого подлеска. Поэтому в широколиственных лесах токов не бывает никогда в липняках; все известные мне тока были располо-

[1] R. Hainard и O. Meylan (1935) указывают, что глухарь никогда не поет с опущенным хвостом. Правильнее было бы сказать, что они не наблюдали во время песни глухаря в таком положении. В конце тока глухари поют большей частью с опущенным хвостом.

жены в светлых крупных дубняках. В общем же можно заметить, что на южной оконечности Урала глухари, как правило, выбирают для токов участки крупного, светлого и чистого леса вблизи воды и полян. В местностях с менее изрезанным рельефом, чем на Южном Урале, или равнинных близость открытого места и воды достигается тем, что тока располагаются в вершинах оврагов близ сенокосных полян или на окраине мохового болота, иногда на самом болоте[1]. В свое время между некоторыми натуралистами шел спор, на каких деревьях предпочитают петь глухари. На южной оконечности Урала глухари поют в борах преимущественно на соснах, в широколиственных лесах — на дубах, но так как в этих лесах есть примесь и других пород, то глухари во время песни иногда (конечно, несравненно реже, чем на господствующих породах) наблюдались на березах, осинах, липах, черных ольхах.

Весенние корма глухарей (♂♂) в южноуральских борах и дубравах

У глухаря, как у всякого живого существа, состав употребляемых в пищу кормов зависит в основном от его конституционально-физиологических особенностей и кормовых ресурсов той местности, где он обитает. Конституционально-физиологические особенности определяют группы кормов, биогеографические условия и условия местообитания — состав кормов внутри группы.

Животные одного и того же вида, обитающие в различных географических местностях (или в различных местообитаниях), могут питаться весьма различными видами кормов. Это утверждение прекрасно иллюстрируется различием употребляемых в пищу кормов борового и широколиственного глухаря на южной оконечности Урала.

В борах южноуральского лесного пенеплена весной (от начала до конца тока) глухари кормятся[2] в начале весны (когда мало проталин или еще их нет совсем) исключительно хвоей сосны (*Pinus silvestris*), а потом — преимущественно ею. Следует отметить, что глухари ощипывают хвою не со всякой сосны; у них есть любимые деревья, на которые они вылетают регулярно и остригают наголо верхние части крон. По большей части это — нестарые сосны, растущие на опушках, полянах, на окраинах кулис (между вырубленными делянками), иногда даже — это одиночные деревья на поле. Весной 1936 г. я видел почти каждый день (из тех, что прожил

[1] В доказательство этого можно сослаться на наблюдения Азиата (1901) в б. Нижегородской губ.; Сабанеева (1875), Ушкова (1887), Беломора (1927) — на Среднем Урале; Щербины (1905) и автора — в Полесье.

[2] По наблюдениям и анализу содержимого зобов и желудков (от 12 глухарей), собранных за время с 13/IV по 9/V 1932 г. в борах около Крепостного Зилаира, и по наблюдениям 1936 г. (1/IV—15/IV) в борах у д. Старо-Михайловки.

в д. Старо-Михайловке, т. е. с 1 по 13 апреля), как глухари прилетали из бора на сосну, одиноко стоявшую среди поля и удаленную от леса на полкилометра. Верхняя половина кроны ее была оголена начисто, а под нею снег был густо усыпан глухариным пометом. Повидимому, вкусовые свойства хвои неодинаковы, и глухарь почему-то предпочитает хвою сосен, стоящих открыто, а не в густом лесу.

Травяная растительность у борового глухаря встречалась весной редко и понемногу, и у добытых в Крепостном бору 12 глухарей (13/IV—9/V 1932 г.) лишь у трех были найдены листочки горного очитка (*Sedum hybridum* L.), хохлатки (*Corydalis solida* Sm.) и цветы *Pulsatilla patens* Mill. (сон-цветы).

Весенние корма глухарей из широколиственного леса Шайтан-тау очень сильно отличаются от кормов боровых глухарей. Первое время после прилета, когда на только что появившихся проталинах травяной зеленой растительности еще очень мало, глухари кормятся, главным образом, веточками дуба (*Quercus pedunculata* Ehrh.), густо усыпанными листовыми и цветочными почками, к которым добавляются с первых же дней прилета листочки вечнозеленого горного очитка (*Sedum hybridum* L.).

Постепенно, со стаиванием снега, дубовый корм сходит на-нет [1] и заменяется листьями и цветами травянистых растений. Из них наибольшее значение среди весенних кормов глухаря имеют: *Sedum hybridum* L. (листья), *Pulsatilla patens* Mill. (цветы), *Onosma simplicissimum* L. (листья), *Artemisia sericea* Web. (листья), *Corydalis solida* Sm. (листья). Менее часто встречались: *Centaurea sibirica* L. (листья), *Fragaria collina* Ehrh. (листья), *Pulmonaria officinalis* L. (листья), *Veratrum lobelianum* Bernh. (листья), *Achillaea millefolium* L. (листья), *Betula verrucosa* Ehrh. (веточки с почками), *Populus tremula* L. (веточки с почками), *Geum* sp. (перезимовавшие семена). Часть из этих растений (*Pulsatilla patens* Mill., *Sedum hybridum* L., *Corydalis solida* Sm.) употребляется в пищу и боровым глухарем. Некоторые же, повидимому, употребляются глухарями в пищу на очень большом ареале, в различных и далеко удаленных друг от друга географических областях. Так, например, цветы *Pulsatilla patens* Mill. (сон-цветы) указывались Черкасовым (1867) как один из главных весенних кормов сибирского глухаря.

Некоторые из указанных растений охотно поедаются и другими

[1] Весной 1936 г. дубовые веточки последний раз были найдены в зобу глухаря, убитого 27 апреля. Особо нужно указать глухаря № 15, найденного мертвым (13 мая) и лежавшим на упавшей осине. Это был глухарь, кем-то раненный в грудь двумя дробинами, пробившими грудную мышцу и остановившимися у грудины. В зобу у него было найдено только несколько веточек осины, а в желудке — измочаленные и расщепленные их остатки.

куриными: *Sedum hybridum* L., например, является одним из главных кормов южноуральского рябчика (*Tetrastes bonasia sibiricus* But.), а сон-цветы (*Pulsatilla patens* Mill.) — южноуральского (наблюдения автора) и прибайкальского тетерева (Фетисов, 1934).

Интересно отметить, что у глухарей, токовавших в северной части Шайтан-тау, недалеко (в 3 км) от куртин сосны по р. Евтубе, никогда не было найдено ни в зобах, ни в желудках сосновой хвои. Равным образом у глухарей, токовавших (наблюдения 1932 г.) в дубово-лиственном лесу, примыкающем к сосновому бору у Крепостного Зилаира и удаленном от ближайших сосен всего на полкилометра, зобы были наполнены только ростками зеленой травяной растительности и прошлогодними жолудями. У глухарей же, добытых в это же самое время, но токовавших в борах, в зобах была найдена преимущественно сосновая хвоя с очень небольшой примесью (и то не у всех глухарей) ростков травы. Повидимому, глухарь во время весеннего тока не отлетает далеко от токовища и выбирает в пищу те кормовые растения, которые он может найти вблизи.

Разбирая содержимое зобов и желудков дубравных глухарей, можно было заметить, что остатки дубовых веточек (в форме сглаженных и лишенных коры коротких палочек) попадались в желудках до самого конца тока, т. е. тогда, когда уже в зобах их давно не было. Невольно напрашивается сравнение с костянками, тоже надолго задерживающимися у куриных. Формозов (1934) находил костянки костяник (*Rubus saxatilis* L. и *Rubus humilifolius* C. M.) и майника (*Majanthemum bifolium* DC.) у рябчиков в октябре и ноябре, а Фетисов (1934) — костянки костяники (*Rubus saxatilis* L.) и майника (*Majanthemum bifolium* DC.) у тетерева. В указанных работах (Формозова и Фетисова) подчеркивается, что костянки подолгу задерживаются в желудках, выполняя функцию камешков, т. е. механических перемалывателей пищи. Дубовые палочки, вероятно, нисколько не способствуют перевариванию пищи, а, наоборот, мешают ему, тем более, что камешки попадались все время в очень большом количестве (27/IV, № 4—30.5 г; 27/IV, № 5—22.7 г; 4/V, № 8—33.3 г; 4/V, № 9—26.6 г; 9/V, № 10—42.6 г; 9/V, № 11—27.1 г; 10/V, № 12—34.7 г; 11/V, № 13—19.6 г; 13/V, № 14—33.1 г; 13/V, № 15—31.4 г; 15/V, № 19—39.6 г).

Часть камешков были угловатыми, совершенно несглаженными, и это указывает, по-моему, на то, что они заглатывались глухарями после прилета в широколиственные леса, где им приходилось переходить на корм более грубый, чем сосновая хвоя, т. е. на дубовые веточки. К сожалению, я не взвешивал камешков, найденных весной в желудках южноуральских боровых глухарей, так что сравнительного цифрового материала у меня нет. Косвенные же доказатель-

ства того, что камешки заглатывались дубравными глухарями после их прилета в леса Шайтан-тау, можно видеть также из того, что в других местностях весной масса и количество камешков были значительно меньшими, а для среднерусского глухаря Лобачевым и Щербаковым (1936) даже указывалось, что «к весне (периоду токов) количество гравия у большинства птиц уменьшается до 3—4 г». Камешки заглатываются глухарем произвольно, а удаляются из желудка непроизвольно; поэтому почти до конца тока уже в то время, когда глухари перешли целиком на травяной корм, в желудках у них все еще сохранилось очень много камешков — столько же, сколько и в начале тока.

ЛЕТО

В июне и первых двух декадах июля мне не пришлось быть на Шайтан-тау; наблюдения над глухарями возобновились лишь 21 июля и продолжались до 3 сентября. Южноуральское лето вообще отличается жарами и засухой; в год же наблюдений (1936) оно было исключительно знойным и сухим. Большинство речек и ручьев, стекающих с Шайтан-тау, обычно, во всякое лето, пересыхает в нижнем и среднем течениях. В этот же год они пересохли все без исключения, в том числе и самая большая речка Азям, по которой весной сплавляется около 10 000 кубометров дров. Вода сохранилась лишь в самых вершинах ручьев и речек, около водораздельного сырта, в глубоких и узких оврагах, заросших с обеих сторон лесом. В самую знойную часть лета (25 июля — 18 августа 1936 г.) старых глухарей днем можно было найти наверняка лишь у воды, у ручейков в густой заросли крапивы, недотроги (*Impatiens noli tangere* L.), гравилата (*Geum* sp.), таволги (*Filipendula ulmaria* Max.) и хмеля (*Humulus lupulus* L.), и только очень рано утром и поздно вечером, когда начинала спадать жара, они уходили отсюда для кормежки на склоны, в дубняки. Равным образом и выводки чаще всего встречались днем у ручейков. Такая же особенность в размещении глухарей в летнюю засуху поблизости от воды подмечалась мною и в южноуральских борах (окрестности с. Каноникольска, август 1929 г.) Повидимому, эта особенность свойственна глухарям по всему южному Уралу, так как С. А. Северцов (1932), работавший в Башкирском заповеднике, пришел к выводу, что «выводки все лето держатся в местах, определяемых близостью воды и не слишком большой крутизной склона и наличностью сосны. Старые петухи попадаются на гривах; близость воды для них не имеет такого значения, как для выводков»[1].

[1] В этот вывод нужно внести оговорку, что наличность сосны не является определяющим условием для глухарей Южного Урала, так как на южной оконечности Урала глухари живут в дубняках, где сосны нет, а также и то, что, по моим наблюдениям, в засуху старые глухари тянутся к воде сильнее, чем выводки.

С окончанием засухи глухари удаляются от ручьев и на Шайтан-тау держатся преимущественно в дубняках близ сыртовой вершины, где дольше всего сохраняются ягоды на степной вишне (*Prunus chamaecerasus* Jack.) и костянике (*Rubus saxatilis* L.) и больше всего бывает желудей на дубах.

По летним кормам дубравного глухаря материал у меня небольшой (и только за время с 20 июля по 3 сентября). Поэтому я укажу растения и животных, остатки которых были найдены в зобах и желудках глухарей (от трех особей), и прибавлю замечания, основанные на непосредственных наблюдениях. Ягоды малины (*Rubus idaeus* L.), костяники (*Rubus saxatilis* L.), шиповника (*Rosa* sp.), степной вишни (*Prunus chamaecerasus* Jack.) и птичья гречиха (*Poligonum aviculare* L.) (листья и семена)— вот что является основным растительным кормом во вторую половину лета у дубравных глухарей. Животный корм в это время имеет гораздо меньшее значение не только у старых, но уже и у молодых глухарей. Преобладающее значение в нем занимают кузнечики (*Tettigoniidae*); изредка попадаются жуки и пауки.

Почти все лето глухари кормятся на земле и только в самом конце поднимаются на дубы и начинают срывать жолуди. Первый раз я увидел глухарей, срывавших жолуди на дубах, 25 августа. Почти в это же время они начинают летать на рябину. Одновременно с переходом на древесный корм (жолуди) молодые глухари (♂♂) отбиваются от выводка, и, начиная с последних чисел августа, я уже встречал их поодиночке. Тот факт, что молодые глухари (♂♂) первыми отделяются от выводка, известен давно и не раз отмечался в литературе (Разевиг, 1880; Ушков, 1887). Повидимому, молодые самцы многих птиц и млекопитающих уходят из выводка раньше, чем молодые самки. Динник (1914) указывал, например, что молодые кабаны начинают вести самостоятельную жизнь значительно раньше, чем свиньи.

ОСЕНЬ

Осенью мне совсем не пришлось быть на Шайтан-тау, и поэтому я могу отметить лишь то немногое, что мне сообщили местные охотники и что мне кажется правдоподобным. До самого выпадения снега глухари кормятся преимущественно жолудями (в годы урожая глухари замечались на кормежке почти исключительно на дубах); очень любят также ягоды рябины и калины. Значительную примесь к жолудям составляет отава — осенние ростки травяной растительности. На тех лесных полянах, где есть посевы, глухари выходят кормиться к снопам и ометам.

Отлетают так же дружно и сразу, как и появляются, — тотчас же после выпадения снега. «Побелеет земля в лесу,— и не станет

глухарей», слышал я от всех охотников. Если это так, то отлет глухарей, так же как и их прилет, совпадает с определенным фенологическим явлением. Выпадение снега, несомненно, очень резко ухудшает и кормовые и защитные условия существования глухарей в широколиственных лесах. Глухари на зимовку отлетают к северу, в боры, но останавливаются ли они на самой южной окраине боров, у д. Старо-Михайловки, или летят дальше на север, без кольцевания, конечно, решить трудно. (Охотники из д. Старо-Михайловки говорили мне, что в начале зимы глухарей становится в несколько раз больше, чем в начале осени.)

Наблюдений над осенним образом жизни южноуральского борового глухаря у меня также недостаточно. Еще с конца лета боровые глухари начинают переходить на древесный корм — хвою лиственницы (*Larix sibirica* Led.) и осиновый лист, где есть примесь осины. Кормовое значение хвои лиственницы (для глухарей) в борах южной оконечности Урала, повидимому, равно желудям дуба в широколиственных лесах.

Из ягодников некоторое кормовое значение имеют только (как и в широколиственных лесах Шайтан-тау) рябина и калина. Других же поздно поспевающих ягодников в лесах южной оконечности Урала нет, и только от широты с. Каноникольска начинают изредка встречаться черника и брусника, а еще севернее — клюква и голубика.

Заканчивая очерк, мне кажется интересным сравнить взаимоотношения глухаря и некоторых других птиц, характерных для биоценоза хвойных лесов, в первую очередь ореховки (*Vucifraga caryocatactes* L.), к хвойным породам. Ореховка (*Vucifraga caryocatactes* L.), как уже указывалось (Кириков, 1936), в европейской, сибирской и среднеазиатской частях ее ареала — ельница и кедровка по занимаемым ею в гнездовой период местообитаниям и огромному значению в ее питании семян кедровых сосен (*Pinus cembra cembra* L., *P. c. sibirica* Rupr., *Pinus pumila* Pallas, *Pinus koraiensis* Mayr) и елей (*Picea omorica* Pacic., *Picea exelsa* Link., *Picea obovata* Ledeb., *Picea yezoensis* Siel. et Z., *Picea schrenkiana* F. et Meyr, *Picea morinda*).

Этим хвойным породам свойственна периодичность плодоношения, от колебания которого и зависят, главным образом, миграции ореховки (*Vucifraga caryocatactes* L.), начиная от незначительных перемещений из участков с плохим урожаем или отсутствием его в участки более урожайные и кончая привлекавшими большое внимание натуралистов налетами ореховки из Сибири в Западную Европу в случае совпадения неурожаев кедров и елей на большом пространстве Западной Сибири и Восточной Европы.

Местообитаниями глухаря (*Tetrao urogallus* L.) во все времена года, кроме зимы, могут быть (и есть) как хвойные, так и лиственные леса без малейшей примеси хвойных пород.

В кормовом отношении глухарь также во все времена года, кроме зимы, может обходиться без сосны, без кедра, вообще без хвойных пород. Тесная связь с хвойными породами обнаруживается у глухаря лишь с наступлением зимы и выпадением снега, когда хвойные леса становятся глухариными убежищами и хвоя — не только главным, но почти одним и единственным кормом[1]. Наиболее ясным представляется кормовое значение хвои сосны. На южной оконечности Урала — районе работ автора — глухарь кормится зимой почти исключительно хвоей сосны, к которой в небольшой степени прибавляются молодые, первогодние шишки сосны. Кроме сосны, из хвойных здесь встречается лишь лиственница (*Larix sibirica* Led.), хвоя которой опадает на зиму.

Такое же кормовое значение сосна имеет, повидимому, по всему ареалу глухаря, где нет кедровых сосен (*Pinus cembra sibirica* и *P. c. cembra* L.).

Кормовое значение хвои кедра (*Pinus cembra* L.), повидимому, очень большое, но вопрос этот изучен крайне недостаточно. Некоторые указания о кормовом значении хвои кедра (*Pinus cembra* L.) для глухаря (*Tetrao urogallus* L.) можно найти у Тачановского (1893), который указывает, что, по наблюдениям Годлевского, прибайкальский и иркутский глухаря зимой кормится преимущественно молодыми побегами кедра.

В «Охотнике Сибири» (1935 г., № 5—6) была помещена корреспонденция Тузовского, указывавшего, что в Прокопьевском районе (Западная Сибирь) глухари осенью, зимой и весной так сильно ощипывают хвою кедра, что некоторые деревья засыхают. В примечании редакции указывается подобное же наблюдение Г. К. Гольцмайера в Горно-Шорском районе. В Алтайском заповеднике, по сообщению В. В. Дмитриева, зимой глухарь кормится преимущественно хвоей кедра (*Pinus cembra sibirica* Rupr.), а не сосны.

Кормовое значение хвои пихты — как сибирской (*Abies sibirica* Led.), так и европейской (*Abies europaea*) — совершенно неясно. Хвоя же ели — и европейской (*Picea excelsa* Link.) и сибирской (*Picea obovata* Led.) — имеет для глухаря очень небольшое кормовое значение, вопреки указаниям Сабанеева (1875) и Хартерта (1910). Так, Zedlitz (1929) на основании долголетних наблюдений в Германии и Швеции утверждает, что глухари только в исключительных случаях питаются почками и побегами ели и пихты.

[1] Мне известно лишь одно указание Разевига (1880), что в б. Сапожковском уезде, Рязанской губ., глухари жили зимой в чисто лиственном лесу, питаясь «древесными почками лиственных пород». Однако и оно довольно сомнительно. Более часты указания, что глухари зимой живут в лиственных лесах с очень небольшой примесью сосны, но питаются почти исключительно хвоей этих одиночных сосен (Разевиг, l. c.; Азиат, 1901).

Лобачев и Щербаков (1936), анализировавшие материал по питанию глухаря, собранный, главный образом, в Средней России, также отмечают, что хвоя ели встречается в зобах и желудках глухарей лишь случайно. Оставляя в стороне (за недостатком фактических данных) кормовое значение хвои пихт (*Abies sibirica* Led. и *Abies europaea*) и елей (*Picea excelsa* Link. и *Picea obovata* Led.), нужно подчеркнуть, что зимой основным кормом глухаря (*Tetrao urogallus* L.) почти на всем его ареале является хвоя сосны и кедра (где он, конечно, встречается). Не в пример семенам, хвоя всегда имеется в избытке; зимние кормища и убежища глухаря (*Tetrao urogallus* L.) постоянны, и этим определяется разница в миграциях глухаря и ореховки (*Nucifraga caryocatactes* L.). Сезонные миграции ореховки в одной и той же местности бывают не каждый год; амплитуда и направление этих миграций различны. (Возвращаются ли ореховки из дальних залетов, пока еще неизвестно, так как кольцевания их не проводилось.) Миграции глухаря на южной оконечности Урала из хвойных лесов в лиственные и обратно совершаются ежегодно весной и осенью, в строго определенные сроки, совпадающие с определенными явлениями в живой и неживой природе. Это — правильно направленные миграции, отличающиеся от настоящих перелетов лишь незначительными расстояниями перемещения. Постоянство токов в дубравах Шайтан-тау служит доказательством, что уцелевшие на зимовке глухари возвращаются из боров в свои гнездовые места, подобно тому как возвращаются к ним и многие из настоящих перелетных птиц.

Общее у типичных представителей хвойного леса — ореховки (*Nucifraga caryocatactes* L.) и глухаря (*Tetrao urogallus* L.) — заключается в том, что они связаны с хвойными породами не только из-за защитных условий леса из этих пород, но и в кормовом отношении.

Этот вывод нужно подчеркнуть, так как у некоторых позвоночных, относимых к числу типичных для биоценоза хвойного леса, замечена лишь связь первого рода (например, рябчик) (Формозов, 1934).

Кроме того, следует указать, что не известно ни одной местности, где бы глухарь или ореховка жили круглый год в чисто лиственном лесу[1] и обходились без хвойного леса или же примеси хвойных деревьев; из млекопитающих же, весьма типичных для биоценоза хвойного леса, можно указать белку (*Sciurus vulgaris* L.), постоянно (круглый год) живущую в широколиственных лесах Шайтан-тау.

Институт пушно-сырьевого хозяйства.

[1] За исключением уже упомянутого указания Разевига (l. c.).

ЛИТЕРАТУРА

[1] Азиат, Заметки о глухаре, Природа и охота, 1901.
[2] Беломор, Глухариная охота, Свердловск, 1927.
[3] Бобров Е. Г., Очерк растительности Юго-Западного Приуралья, Изв. Гл. ботан. сада СССР, 1929.
[4] Динник П. Я., Звери Кавказа, ч. 1, 1914.
[5] Heinard K. et Meylan O., Notes sur le Grand Tétras, Alauda, 1935.
[6] Кириков С. В., Экология фауны позвоночных Предуралья и Зауралья на их южной разграничительной линии, Зоологич. журнал, 1935, 1936.
[7] Кириков С. В., О связях между ореховками и елями, Биологич. серия Изв. Академии Наук, 1936.
[8] Лобачев С. В. и Щербаков Ф. А., Естественные корма тетерева-глухаря, Зоологич. журнал, 1936.
[9] Meinertzhagen, Some Biological Problems connected with the Himalaya, Ibis, 1928.
[10] Плеске Ф., Критический обзор млекопитающих и птиц Кольского полуострова, Записки Академии Наук, 1888.
[11] Разевиг Б. А., Глухарь в чернолесье, Природа и охота, 1880.
[12] Сабанеев Л. П., Глухой тетерев, Природа, 1875.
[13] Северцов С. А., К биологии размножения тетеревиных, 1932.
[14] Ушков Л., Краткий обзор распространения и жизни глухаря и тетерева и охота на них в окрестностях Екатеринбурга, 1887.
[15] Taczanowski L., Faune ornithologique de la Siberie orientale, 1893.
[16] Фетисов А. С., Материалы по питанию тетерева в юго-восточной части Прибайкалья, Зоологич. журнал, 1934.
[17] Формозов А. Н., Материалы к биологии рябчика, Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы, 1934.
[18] Черкасов, Записки охотника Восточной Сибири, 1867.
[19] Щербина М. Л., Материалы к биологии глухаря, Птицеведение и птицеводство, 1915.
[20] Zedlitz O., Kleine intime Züge aus dem Leben von Tetrao urogallus L., 1929.
[21] Wetmore A., The Migration of birds, 1928. Цитировано по Тугаринову, 1930.

S. V. KIRIKOV. A COMPARATIVE ECOLOGICAL SKETCH OF THE SOUTHERN URAL CAPERCAILIE INHABITING PINE AND OAK FORESTS

SUMMARY

The conception of geographical variability has been introduced by systematizers, the latter studying that problem for the most part on museum material.

An alteration of morphological characters does not present, however, the principal consequence of the influence produced by different geographical conditions of existence. Together with a change in the above conditions, the periods of the most important biological phenomena appear to be altered, e. g. the period of mating, that of the offspring hatching etc.; at the same time some features in the behaviour of animals are seen to change alongside of other modifications.

Different conditions of existence result, for example, in transforming

birds considered as settled ones, in one locality, into nomadic or even migratory ones, in another.

In this respect the study of the Capercailie biology in the broad-leaved forests of the southern extremity of the Urals (Shaitan-Tou) seems to be of great interest.

That bird, usually considered and really being a settled one in a vast majority of localities, remains in the above mentioned forests only in spring, summer and autumn, leaving them for pine-tree woods in winter. On the ground of observations carried out in 1936, it becomes possible to affirm that the time of the Capercailie arrival in Shaitan-Tou coincides, like in most true migratory birds, with definite phenological phenomena, as, for instance, with the approach of warm spring days and the appearance of large patches of thawed snow on the southern slopes of Shaitan-Tou.

Moreover observations on the coming of the Capercailie to Shaitan-Tou and their comparison with the beginning of the courtship period, allow one to conclude that in pine-tree woods, at the southern limit of the peneplain, the well «spelling» capers commence to sing before flying off into the broad-leaved forests of Shaitan-Tou. With respect to the particular migrations of the Capercailie from pine-tree woods into broad-leaved forests of Shaitan-Tou, it is possible to assert without either doubts or restriction that the increased activity of sex-gonads cannot be regarded as a cause of those birds' migration, but only as an accompanying factor. The same cause, indeed, cannot result in two simultaneous and contrary events, i. e. in the birds' flying off to Shaitan-Tou and their remaining in a settled state on the southern outskirts of the pine-tree woods. Different conditions of existence of settled Capercailie living in pine-tree woods, as compared with those of migratory birds of the same species from oak-tree woods, serve to create a dissimilarity in their mode of life too. The description of such differences and the comparison between them constitutes the principal part of the present sketch. Terminating it, the writer compares the relations, existing between Capercailie and coniferous species, with the same observed in another bird, characteristic for the red-wood biocenose, namely in the Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes* L.). The latter bird (*Nucifraga caryocatactes* L.), as the writer had previously pointed out (Kirikov, 1936), in the European, Siberian and Middle Asiatic parts of its area inhabits the fir and cedar forests during the nesting period, feeding on fir seeds and cedar nuts. (*Pinus cembra sibirica* Rupr., *Pinus cembra cembra* L., *Pinus pumila* Pall., *Pinus koraiensis* Mayr and *Picea omorica* Pacic., *Picea excelsa* Link., *Picea obovata* Ledeb., *Picea yezoensis* Siel. et Zucc., *Picea schrenkiana* F. et Mayr, *Picea morinda*.)

A periodicity of fruit-bearing is peculiar to these coniferous species, on the fluctuations of which the nutcracker's migrations chiefly depend,

beginning with insignificant displacements from regions with either bad crops or no crops at all, to those with better crops and ending in the bird's migrations from Siberia to Western Europe, which fact, attracting great attention, took place when poor crops of cedar nuts and fir seeds coincided over a vast area of Western Siberia and Eastern Europe.

The locations of the Capercailie in all seasons of the year, save winter, are to be found both in red and leaved woods, without any slight admixture of conifers. As to feeding, the Capercailie can do without pine-trees, cedars and generally without any conifer, also during the whole year, except winter. A close connection with coniferous species of trees may be observed in the Capercailie but at the beginning of winter and snowfalls, when red-woods offer the bird a resort, needles becoming not only its chief but even sole food. Leaving aside, for lack of data based on facts, the feeding importance of fir-tree needles (*Picea excelsa* Link. and *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb. and *Abies europea*), it is necessary to indicate that in winter the needles of pine-trees (*Pinus silvestris*) and cedars (*Pinus cembra sibirica* Rupr.) form the main food of the Capercailie almost all over their area.

Contrary to seeds, needles are always plentiful, which determines the difference between the migrations of Capercailie and Nutcracker.

The latter birds' seasonal migrations within the limits of the same locality are not seen to occur every year, their amplitude and direction being different.

The Capercailie migrations from red-woods into leaved ones and back, observed at the southern extremity of the Urals, take place every spring and autumn, at strictly definite periods, coinciding with definite phenomena both in animated and inanimated nature. These regularly directed migrations differ from real ones only by their small distances of displacement. The constancy of courtship periods in the oak-tree woods of Shaitan-Tou serves to prove that the birds, having survived the winter, return from pine-tree woods to their nesting places like many true migratory birds.

A common feature between the representatives of red-woods the Capercailie and Nutcrackeri, consists in their being connected with conifers, not only owing to the protective conditions of red-woods but in respect of food as well.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. Н. ДРУЖИНИН, В. В. ИВАНОВА, И. М. ЛЮБИМОВ

К ВОПРОСУ СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАТОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ЯКА, КИРГИЗСКОГО КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА И ИХ ГИБРИДОВ [1]

(Представлено академиком **И. И. Шмальгаузеном***)*

В настоящей работе авторы дают ряд сведений об анатомических особенностях внутренних органов яков, сравнивая строение органов последних с таковым у киргизского крупного рогатого скота. Авторы изучали также строение внутренностей гибридов между яками и киргизским скотом и установили, что по ряду признаков гибриды занимают промежуточное положение между обеими родительскими формами, а по некоторым признакам они то ближе к якам, то к киргизскому скоту. Кроме того, у гибридов встречаются еще и специфические, только им свойственные признаки.

ГЛАВА I

ВВЕДЕНИЕ

1. Хозяйственное значение яка и его гибридов

Среди разводимых человеком хозяйственно-полезных животных в некоторых районах высокогорных областей СССР, как то: Киргизской АССР, Ойратии, Таджикистане, Казахстане и Бурято-Монголии, наряду с обычным крупным рогатым скотом, разводится як (Poephagus grunniens L.), хрюкающий бык.

В Ойратской области як по-местному называется сарлыком, в Киргизии и Казахстане — тоносом или кутасом.

Хозяйственное значение яка в указываемых местах, по ряду исключительно ему присущих свойств, действительно огромно, так

[1] В анатомической части этой работы, произведенной под непосредственным руководством доцента А. Н. Дружинина, принимали участие, кроме него, научные сотрудники: И. М. Любимов, В. В. Иванова, С. Г. Гиц и ветврач Конетреста Щербаков. Труд приведения в порядок всего чернового материала и составление таблиц взяли на себя И. М. Любимов, написавший вводную главу этой работы, и В. В. Иванова, написавшая методическую часть. Все остальные разделы этой работы написаны А. Н. Дружининым. Работа произведена по инициативе старшего специалиста по яководству Госплемскотоводтреста Н. М. Любимова и проф. С. Н. Боголюбского, которому авторы приносят свою сердечную благодарность.

как естественные условия там таковы, что к разведению другого крупнорогатого скота встречаются значительные препятствия: большая высота над уровнем моря (2000—4000 м), отсутствие заготовок грубых кормов на зиму, кочевая система хозяйства и т. д.

В этих условиях единственно як как чистопородный, так и его гибриды, получаемые при скрещивании яка с местным скотом, в значительной степени удовлетворяет потребности населения. Як дает молоко прекрасного качества, приятное на вкус и с хорошим ароматом, с содержанием жира в среднем 7—8%.

Кроме молока, як дает транспортную силу, мясо, хорошую кожу и волос. Как транспортное животное як используется преимущественно под вьюк. По ровной дороге с грузом до 100 кг як способен за день проходить 50 км.

Так как як имеет на себе много волоса (до 3 кг), то население использует его на различные хозяйственные нужды (вьет крепкие веревки — арканы, делает кустарную ткань).

Хозяйственная ценность яка увеличивается еще тем, что от скрещивания его с местным скотом родятся и вырастают высокоценные гибриды, называемые в Ойратии хайныками, а в Киргизии и Казахстане аргынами.

Ценность гибридов объясняется наличием у них совершенно особых хозяйственно-полезных свойств.

Благодаря проявлению у них гетерозиса эти животные бывают по отношению обеих родительских форм на 25—30%, как правило, крупнее, причем с увеличением массы животного улучшается и его качественная сторона, а именно: мясо всех гибридов первого поколения расценивается первым сортом. При забое выход полезной продукции мяса приближается к лучшим мировым мясным породам, доходя до 60%.

Гибриды особенно ценны еще и потому, что им присуща повышенная стойкость к различным природным невзгодам.

Ряд опытно-зоотехнических станций Наркомзема получил за последние годы новые научно проверенные данные, еще раз подтверждающие целесообразность гибридизации местных отродий скота с яком.

В силу этого встает вопрос о размножении гибридов и за пределами родоначальной зоны, что отражено в постановлении Наркомзема СССР от 7/VI 1932 г.

В связи с повышением интереса к яку в настоящее время вполне назрел вопрос о всестороннем изучении как яка, так и его гибридов. Яка следует изучить в первую очередь не только с хозяйственной стороны, но и со стороны его морфологии и анатомии.

Экстерьер яка и его гибридов описан в литературе в настоящее время достаточно подробно (работы Луса, Любимова, Безвуглого

и др.), но по анатомии яка почти ничего, кроме описания его скелета, не известно.

Учитывая это обстоятельство, авторы настоящей работы взяли на себя труд частично осветить вопрос об анатомическом строении яка и его гибридов.

2. Время и место работы

Сбор материала для данной работы авторы производили в Киргизской АССР, в г. Фрунзе на бойне Киргизского мясохладокомбината в декабре 1932 г.

Такое место для работ было выбрано по ряду благоприятствующих условий: 1) в осеннее время здесь происходит забой большого количества яков, гибридов и другого скота, благодаря чему наиболее легко можно было получить необходимый материал; 2) оборудование комбината водопроводом, электричеством и наличие хороших бойцов также являлось благоприятствующим моментом.

Благодаря тому, что забой и разделка животных, согласно условиям работы бойни, шла партиями, анатомирование животных значительно затруднялось. Из-за этого частично приходилось спешить, так как промедление часто приводило к тому, что рабочие уже удаляли интересующий орган.

Этим в значительной степени объясняются имеющиеся в работе пробелы.

Но, несмотря на эти недочеты, авторы с благодарностью вспоминают всех тех рабочих комбината, которые участвовали в забое и разделке анатомируемых животных.

За большое содействие в работе по сбору материала на Мясохладокомбинате авторы выражают особую благодарность старшему ветврачу последнего т. Дубровскому.

3. Описание материала

Анатомическому исследованию было подвергнуто всего 13 животных, из которых было:

1) Чистых яков ♂♂ производителей	1
2) » » ♂♂ кастратов	2
3) » » ♀♀ коров	6
4) Гибридов ♂ не кастратов	1
5) » ♂ кастрированных	1
6) » ♀ коров	1
7) Киргизской породы ♂ производитель	1
Итого	13

Более детально обследованы были самцы не кастраты як, гибрид и киргизский бык.

№ по пор.	Показатели	Як (наш) ♂	Як по Лусу ♂	Кирг. бык (наш) ♂	Кирг. бык по Лусу ♂	Гибрид ♂
1	Возраст	4 года	—	7 лет	—	6 лет
2	Высота в холке	116	127.6±1.04	122	119.6±1.46	—
3	Косая длина туловища	136	140.6±1.71	158	139.4±1.57	—
4	Обхват груди за лопатками	179	189.4±2.50	181	172.7±1.89	—
5	Обхват пястья	18	19.9±0.27	18	17.5±0.17	—
6	Живой вес	315 кг	—	415 кг	—	320 кг

Все животные, подвергнутые исследованию, были половозрелыми в возрасте от 4 до 9 лет.

За исключением самцов (не кастратов) яка и киргизского быка, все остальные животные принадлежали Мясокомбинату и были доставлены из глубин Киргизии в порядке мясозаготовок. Самцы же як и киргизский бык были доставлены на бойню для наших работ Киргизским скотоводтрестом.

Фиг. 1. Як-производитель ♂

Получение этих двух быков Скотоводтреста было вызвано тем, что на Мясокомбинате в это время не было типичных самцов яка и быка киргизской породы. Последние, судя по безукоризненному экстерьеру, являлись типичными представителями своих пород.

Помещаемые фиг. 1, 2 вполне это подтверждают.

Произведенные их обмеры также являются характерными для яков и киргизского скота (табл. 1).

Экстерьерные признаки гибридов занимали промежуточное положение между экстерьерными признаками яка и местного киргизского скота.

Судя по внешним признакам самцов гибридов, их следует считать производными первой генерации (F_1), а гибрида ♀ № 100 приходится признать за более отдаленного потомка яка.

Таблица 1

Ячихи								
№ 96	№ 92	№ 91	№ 33	№ 63	№ 90	n	M	lim
От 5 лет до 7 лет								
105	112	113	112	110	108	6	110	105—113
131	126	130	132	128	132	6	129.5	126—132
155	162	116	167	154	158	6	160.3	154—167
15	17	16	17	15	16	6	16	15—17
215	230	233	250	210	225	6	227.3	210—250

Гибрид этот получился, очевидно, в результате обратного, т. е поглотительного, скрещивания самки коровы гибрида с киргизским быком. Отсюда, возможно, и следует искать причин всех тех низких показателей, которые видим у данной коровы.

Фиг. 2. Местный киргизский бык ♂

Ввиду того, что забой животных для данной работы производится в самом конце убойного сезона, в декабре скот по упитанности имел среднюю кондицию.

Все коровы-ячихи имели стельность 1-й половины.

ГЛАВА II

МЕТОДИКА АНАТОМИЧЕСКОГО ОБСЛЕДОВАНИЯ

В основу анатомического обследования животных была положена методика, принятая в то время в Отделе домашних животных нынешнего Института эволюционной морфологии Академии Наук СССР

им. акад. А. Н. Северцова. Эта методика, разработанная заведующим Отделом домашних животных проф. С. Н. Боголюбским, лишь частично была дополнена А. Н. Дружининым внесением в нее пунктов 35—39: объем сердца с жиром (35) и без жира (36), диаметр аорты (37), легочной артерии (38) и число трахейных колец (39).

Во избежание недоразумений в толковании терминов и понятий, которые употребляются в настоящем исследовании, необходимо оговорить то, что́ авторы под ними понимают.

Кроме того, авторы считают нелишним дать некоторые методические указания относительно того, как ими проводились те или иные анатомические манипуляции и как ими определялись некоторые величины веса и размеры органов, при нахождении которых могут быть допущены субъективные вариации.

Ниже приводим последовательное определение терминов, которые употребляются в нашей таблице.

1. Живой вес. Перед убоем животные взвешивались на десятичных весах Мясохладокомбината.

2. Вес туши. Туша взвешивалась вполне разделанная, без кожи, без внутренностей, без головы, которая отчленялась от атланта, и без ног. Передние ноги отчленялись в запястно-пястном суставе, а задние — в плюснево-предплюсневом суставе.

3. Вес кожи. Кожа взвешивалась в сыром виде тотчас по снятии ее с животного, но после предварительного мездрования, т. е. соскабливания подкожной клетчатки.

4. Вес головы. Голова, отчлененная от атланта, со всеми принадлежащими ей органами, взвешивалась по снятии с нее кожи.

5. Вес жира внутренностей. Взвешивалось сало большого и малого сальников, а вместе с ним, по возможности, взвешивался жир, снятый с кишок и с почек.

6. Вес передней ноги. Нога, отчлененная в запястно-пястном суставе, взвешивалась по снятии с нее кожи.

7. Вес мозга. Головной мозг взвешивался по удалении мозговых оболочек.

8. Вес глаза. Глаз взвешивался без глазных мышц и с обрезанным глазным стебельком.

9. Вес сердца. Все сосуды сердца (артерии и вены) обрезались у самого корня. Желудочки и предсердия вскрывались, тщательно промывались от сгустков крови. Вода отжималась. После этого сердце взвешивалось или с покрывающим его жиром (9), или по удалении последнего (9а).

10. Вес легких. Взвешиваемые легкие отделялись от трахеи. Бронхи обрезались у самого вхождения в легкие.

11. Вес печени. Печень взвешивалась вместе с желчным пузырем по удалении связок и после обрезания сосудов у самого корня.

12—19. Вес: поджелудочной, щитовидной, паращитовидной желез, гипофизы, селезенки, надпочечников, почек и яичников. Все железы и органы взвешивались тщательно очищенные от всех прилегающих тканей.

20. Вес семенников. При взвешивании семенников с них удаляли все оболочки, за исключением «собственной» оболочки семенников.

21. Вес щитовидной железы относительно веса надпочечника. При вычислении веса щитовидной железы относительно веса надпочечника вес последнего был условно принят за единицу (100%).

22. Длина туловища. Измерения производились на туше по удалении кожи, при помощи сантиметровой ленты. Эту ленту мы протягивали по средней линии спины, начиная от переднего края атланта и кончая передним краем первого хвостового позвонка.

23. Длина головы измерялась по дорзальной ее поверхности, начиная от затылочного гребня и до заднего края носового зеркала.

24. Длина хвоста измерялась на туше от переднего края первого хвостового позвонка до заднего края последнего позвонка.

25. Длина тонких кишок. Кишки распускались, промывались от содержимого и измерялись, начиная от pylorus до места отхождения слепой кишки.

26. Длина слепой кишки измерялась по прямой линии от начала ее до самого конца.

27. Длина толстой кишки. Толстые кишки, вместе с прямой, измерялись в распущенном и промытом состоянии.

28. Длина слепой и толстой кишок вместе получалась суммированием величин пунктов 26 и 27.

29. Общая длина кишок получена суммированием трех вышеупомянутых величин, см. пп. 25, 26 и 27.

30. Общая длина кишечника относительно длины туловища. За единицу измерения здесь принимается длина туловища, измеренная так, как это указано в п. 22.

31—34. Относительная длина разных отделов кишечника вычислялась по отношению к общей длине кишечника, которая была принята за 100%.

35—36. Объем сердца определялся следующим образом: на сердце с обрезанными у корня сосудами производились два продольных разреза и вскрывались полости предсердий и желудочков. Сердце, тщательно промытое и очищенное от сгустков крови, погружалось в стеклянный сосуд, наполненный доверху водой. Этот первый сосуд помещался во второй, больший сосуд. При погружении сердца в первый сосуд вода, выливающаяся из него через край, собиралась во втором сосуде. Объем этой вытесненной сердцем

А. Общая схема анато

№ по пор.	Объекты исследования	№ 90 як-самка		№ 63 як-самка	
		абс.	отн.	абс.	отн.
	1	2	3	4	5
1	Живой вес	225	100	210	100
2	Вес туши	104	41.8	99	47.1
3	» кожи	18.0	8.0	19.0	9.05
4	» головы	8.8	3.91	9.2	4.38
5	» жира внутр. и сальника	2.2	0.98	3.2	1.52
6	» передней ноги	0.8	0.36	0.8	0.38
7	» мозга	0.350	0.16	0.359	0.17
8	» глаза	0.031	0.014	0.030	0.014
9	» сердца с жиром	1.229	0.55	1.033	0.48
9а	» » б/жира	1.099	—	0.900	—
10	» легких	1.6	0.71	1.2	0.57
11	» печени	2.2	0.98	2.2	1.05
12	» поджелуд. железы	0.1244	0.05	0.1558	0.07
13	» щитовидной »	0.0102	0.004	0.0126	0.006
14	» паращитов. »	—	—	—	—
15	» гипофизы	1.200	0.0005	1.510	0.0007
16	» селезенки	0.477	0.21	0.386	0.18
17	» надпочечника	0.0147	0.007	0.0130	0.006
18	» почек	0.539	0.24	0.380	0.18
19	» яичников	0.0005	0.0002	0.0005	0.0002
20	» семенников	—	—	—	—
21	» щитов. жел. отн. надпочечн.	0.0147	134	0.0130	103
22	Длина туловища	1.40	100	1.37	100
23	» головы	0.44	31.07	0.43	31.38
24	» хвоста	0.37	26.43	0.36	26.27
25	» тонк. кишки	26.07	18.62	26.04	19.01
26	» слеп. »	0.48	0.34	0.34	0.25
27	» толст. »	8.84	6.29	8.57	6.25
28	» слепой и толстой кишок вместе	9.26	6.63	9.91	6.50
29	Общая длина кишки	35.36	100	34.95	100
30	» » » отн. тулов.	—	25.25	—	25.51
31	Дл. тонк. кишки отн. общ. дл. кишок	—	73.72	—	74.50
32	Дл. слеп. кишки отн. общ. дл. кишок	—	1.35	—	0.97
33	Дл. толст. отн. общ. дл. кишек	—	24.93	—	24.53
34	Дл. толст. и слеп. отн. общ. дл. кишок	—	25.28	—	25.50
35	Объем сердца в см³ с жиром	1160	—	945	—
36	» » » » б/жира	1050	—	850	—
37	Диаметр аорты	3.8	100	3.8	100
38	» легочн.	3.4	89.40	3.5	92.10
39	Число кол. трах.	48	—	52	—
40	Колич. ист. ребер	8	—	8	—
41	» ложн. ребер	6	—	6	—
42	Общ. число »	14	—	14	—
43	Колич. хвост. позвонк.	16	—	15	—

Таблица 2

мического обследования

№ 96 як-самка		№ 92 як-самка		№ 91 як-самка		№ 83 як-самка		Среднее по якам-самкам	
абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.
6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
215	100	230	100	233	100	250	100	227	100
95	44.2	110	47.8	108	46.4	112	44.8	104.7	45.4
15.0	6.97	17.0	7.39	20.0	8.58	17.0	6.8	17.7	7.8
9.0	4.19	10.0	4.35	9.2	3.95	9.4	3.76	9.3	4.09
2.6	1.21	4.8	2.09	3.8	1.63	4.4	1.76	3.5	1.53
0.8	0.37	0.8	0.35	0.8	0.34	0.8	0.32	0.8	0.35
0.334	0.16	0.354	0.16	0.333	0.14	0.319	0.13	0.342	0.15
0.030	0.014	0.030	0.013	0.029	0.012	0.034	0.014	0.031	0.013
1.180	0.55	1.025	0.49	1.150	0.49	1.127	0.45	1.169	0.50
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1.8	0.84	1.8	0.78	1.8	0.77	2.0	0.80	1.7	0.74
2.4	1.12	2.6	1.13	1.8	0.77	2.8	1.12	2.3	1.02
0.1170	0.05	0.1512	0.07	0.1203	0.05	0.1020	0.04	0.1283	0.05
0.0148	0.007	—	—	0.0108	0.005	0.0102	0.004	0.0117	0.005
0.0003	0.0001	0.0001	0.00004	0.0002	0.00009	0.0002	0.00008	0.0002	0.0004
1.290	0.0006	1.450	0.0006	1.500	0.0006	1.700	0.0007	1.442	0.0006
0.325	0.22	—	—	0.387	0.17	0.470	0.19	0.409	0.19
0.0137	0.006	0.0129	0.006	0.0090	0.004	0.0121	0.005	0.0124	0.006
0.487	0.23	0.547	0.24	0.432	0.18	0.617	0.25	0.500	0.22
0.0006	0.0003	0.0008	0.0004	0.0004	0.0002	0.0008	0.0003	0.0006	0.0003
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0.0137	97	—	—	0.0090	89	0.0121	121	0.0124	102
1.31	100	1.41	100	1.37	100	138	100	137	100
0.43	32.82	0.40	28.37	0.41	29.98	0.44	31.88	0.42	30.91
0.42	32.06	0.35	25.53	0.40	29.19	0.38	27.84	0.38	27.89
27.51	21.00	30.56	21.67	29.99	21.89	26.10	18.91	27.71	20.06
0.57	0.43	0.57	0.41	0.50	0.36	0.52	0.38	0.50	0.35
9.78	7.46	10.41	7.38	9.00	6.57	9.20	6.66	9.30	6.75
10.35	7.89	10.98	7.79	9.50	6.93	9.72	7.04	9.80	7.10
37.86	100	41.54	100	39.49	100	35.82	100	37.49	100
—	28.88	—	29.46	—	28.82	—	25.85	—	27.60
—	72.78	—	73.57	—	75.94	—	72.86	—	73.89
—	1.50	—	1.37	—	1.27	—	1.45	—	1.32
—	25.72	—	25.06	—	22.79	—	25.69	—	24.79
—	27.22	—	26.00	—	24.06	—	27.14	—	26.11
880	—	800	—	830	—	830	—	908	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4.2	100	4.5	100	4.5	100	4.5	100	4.2	100.
3.5	83.33	3.7	82.22	4.2	93.33	4.2	93.33	3.8	88.93
50	—	56	—	49	—	52	—	51	—
8	—	8	—	8	—	8	—	8	—
7	—	6	—	6	—	7	—	6	—
15	—	14	—	14	—	15	—	14	—
15	—	15	—	15	—	13	—	15	—

Б. Общая схема анатоми

№ по пор.	Объекты исследования	№ 97 як-кастрат		№ 88 як-кастрат		Среднее по якам-кастратам	
		абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.
	1	2	3	4	5	6	7
1	Живой вес	195	100	225	100	210	100
2	Вес туши	83	42.6	108	48.0	95.5	45.3
3	» кожи	16.0	8.2	18.0	8.0	17.0	8.1
4	» головы	9.8	5.03	11.0	4.89	10.4	4.96
5	» жира внутр. и сальника	—	—	1.6	0.71	—	—
6	» передней ноги	0.8	0.41	1.0	0.44	0.9	0.43
7	» мозга	0.312	0.16	0.364	0.16	0.338	0.16
8	» глаза	0.029	0.014	0.029	0.013	0.029	0.014
9	» сердца с жиром	0.848	0.43	1.008	0.45	0.928	0.44
9а	» » б/жира	0.801	—	0.930	—	—	—
10	» легких	1.4	0.72	1.6	0.71	1.5	0.72
11	» печени	1.8	0.92	2.2	0.98	2.0	0.95
12	» поджелудочной железы	0.1142	0.06	—	—	—	—
13	» щитовидной »	0.0123	0.006	0.0085	0.003	0.0104	0.004
14	» паращитов. »	—	—	0.0002	0.00009	—	—
15	» гипофизы	0.990	0.0005	1.1140	0.0005	1.065	0.0005
16	» селезенки	0.342	0.18	0.328	0.15	0.335	0.16
17	» надпочечника	—	—	0.0124	0.006	—	—
18	» почек	0.450	0.23	0.395	0.18	0.422	0.20
19	» яичников	—	—	—	—	—	—
20	» семенников	—	—	—	—	—	—
21	» щитов. жел. отн. надпочечн.	—	—	0.0124	145	—	—
22	Длина туловища	1.36	100	1.40	100	1.38	100
23	» головы	0.40	29.33	0.42	30.36	0.41	29.84
24	» хвоста	0.40	29.33	0.48	33.93	0.44	31.43
25	» тонкой кишки	26.95	19.82	28.99	20.70	27.97	20.25
26	» слепой »	0.47	0.34	0.52	0.37	0.50	0.32
27	» толстой »	8.73	6.42	9.32	6.65	9.02	6.53
28	» слепой и толстой кишок вместе	9.20	6.76	9.84	7.02	9.52	6.85
29	Общая длина кишки	36.15	100	38.83	100	37.49	100
30	» » » отн. тулов.	—	26.58	—	27.73	—	27.14
31	Длина тонкой кишки отн. общ. дл. кишок	—	74.55	—	74.66	—	74.61
32	» слепой кишки отн. общ. дл. кишок	—	1.31	—	1.34	—	1.32
33	» толстой кишки отн. общ. дл. кишок	—	24.14	—	24.00	—	24.07
34	» толст. и слеп. отн. общ. дл. кишок	—	25.45	—	25.34	—	25.42
35	Объем сердца в см³ с жиром	800	—	940	—	870	—
36	» » » » б/жира	775	—	885	—	—	—
37	Диаметр аорты	4.2	100	4.0	100	4.1	100
38	» легочн.	3.7	88.99	3.3	82.50	3.5	85.74
39	Число кол. трах.	54	—	56	—	55	—
40	Количество ист. ребер	8	—	8	—	8	—
41	» ложн. ребер	7	—	6	—	6	—
42	Общее число ребер	15	—	14	—	14	—
43	Колич. хвост. позвонк.	16	—	16	—	16	—

Таблица 3

ческого обследования

Без/н. як-произв.		Среднее по группе яков		№ 81 гибрид-кастрат		№ 100 гибрид-самка		Без/н. гибрид-произв.		Местн. киргизск. произв.	
абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.	абс.	отн.
8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
315	100	233	100	325	100	210	100	320	100	415	100
160	50.8	108.8	47.4	150	46.2	98.2	46.8	187	58.4	195	47
—	—	17.5	7.87	25.0	7.69	14	6.66	—	—	—	—
14.0	4.44	10.04	4.32	14.4	4.43	8.8	4.19	13.0	4.07	4.6	3.32
—	—	3.3	1.41	4.0	1.23	4.0	1.90	—	—	—	—
1.2	0.37	0.9	0.37	0.8	0.25	0.8	0.38	1.0	0.31	1.4	0.33
—	—	0.340	0.16	0.338	0.10	0.352	0.17	—	—	—	—
—	—	0.030	0.013	0.032	0.010	0.029	0.014	—	—	—	—
1.615	0.51	1.132	0.49	1.627	0.50	1.035	0.49	—	—	1.910	0.46
—	—	0.932	—	—	—	0.890	—	—	—	—	—
2.58	0.82	1.75	0.75	2.2	0.68	1.2	0.57	—	—	—	—
3.4	1.07	2.3	1.02	3.2	0.98	1.6	0.76	—	—	5.41	1.30
—	—	0.1264	0.06	0.2480	0.08	0.102	0.005	—	—	0.290	0.07
0.0129	0.004	0.0115	0.005	0.0102	0.003	—	—	0.0120	0.004	0.0231	0.006
—	—	0.0002	0.0001	0.0003	0.00009	—	—	0.0004	0.0001	—	—
—	—	1.348	0.0006	1.540	0.0005	1.100	0.0005	—	—	—	—
—	—	0.388	0.19	0.705	0.21	—	—	—	—	—	—
0.0127	0.004	0.0126	0.006	0.0160	0.005	0.0107	0.005	0.0268	0.08	0.0231	0.006
0.598	0.19	0.494	0.21	0.625	0.19	0.347	0.16	—	—	0.879	0.21
—	—	0.0006	0.0003	—	—	0.0004	0.0002	—	—	—	—
0.180	0.04	—	—	—	—	—	—	0.086	0.03	0.225	0.05
0.0127	98.2	0.0126	112	0.0160	100	—	—	0.0268	212	0.0231	100
1.49	100	1.39	100	1.46	100	1.25	100	—	—	1.60	100
0.45	31.46	0.52	30.74	0.43	28.76	0.39	31.20	0.44	—	0.46	28.75
0.41	28.67	0.40	28.77	0.55	37.60	0.50	40.0	—	—	0.72	43
31.20	20.94	28.16	20.26	31.33	21.45	27.34	21.87	42.0	—	40.60	25.38
0.61	0.41	0.51	0.37	0.57	0.39	0.40	0.31	0.61	—	0.52	0.32
8.67	5.88	9.17	6.60	9.92	6.79	8.00	6.40	12.87	—	8.80	5.5
9.38	6.29	9.68	6.97	10.49	7.18	8.40	6.71	13.48	—	9.32	5.82
40.52	100	37.84	100	41.82	100	35.74	100	55.48	100	49.92	100
—	27.88	—	27.23	—	28.63	—	28.54	—	—	—	31.2
—	77.00	—	74.40	—	74.62	—	76.49	—	75.70	—	81.33
—	1.60	—	1.35	—	1.36	—	1.11	—	1.10	—	1.04
—	21.40	—	24.25	—	23.72	—	22.40	—	23.20	—	17.63
—	23.00	—	25.60	—	25.08	—	23.51	—	24.30	—	18.67
—	—	898	—	1200	—	970	—	—	—	—	—
—	—	912	—	—	—	855	—	—	—	—	—
3.7	100	4.1	100	5	100	4.2	100	3.7	100	—	—
—	—	3.7	88.15	4.2	84.0	3.3	78.6	2.3	62.2	—	—
54	—	52	—	52	—	47	—	52	—	50	—
8	—	8	—	8	—	8	—	—	—	8	—
7	—	6	—	6	—	6	—	—	—	5	—
15	—	14	—	14	—	14	—	—	—	13	—
15	—	15	—	16	—	16	—	—	—	—	—

воды измерялся в дальнейшем градуированной мензуркой и принимался за объем сердца. Последний измерялся как с жиром (35), так и без него (36).

37—38. Диаметр аорты и легочной артерии измерялся следующим образом: просвет сосуда у места отхождения от желудочка искусственно приводился к форме круга, у этого круга измерялся диаметр деревянной линейкой с нанесенными на нее сантиметрами и миллиметрами.

39. Число колец трахеи подсчитывалось от ее переднего конца (хрящи гортани, конечно, в расчет не принимались) и до места отхождения основных правого и левого бронхов (отхождение правого добавочного бронха в расчет не принималось).

40—43. Ребра и хвостовые позвонки подсчитывались непосредственно на туше.

В табл. 2 и 3 приведены данные промеров и взвешиваний органов исследованных животных.

ГЛАВА III

О ПРОПОРЦИЯХ ТЕЛА

1. Соотношение длины туловища, головы и хвоста

В этой главе мы объединяем наши наблюдения над соотношением длины туловища, головы и хвоста у яков, киргизского скота и их гибридов и, кроме того, сюда же включаем еще и рассмотрение отношения веса головы и передней ноги к общему весу тела у тех же животных.

Само собою разумеется, что абсолютные цифры не представляют особого интереса, а важны относительные величины длины головы и хвоста к длине туловища. Но все же для полноты картины сперва приведем и абсолютные величины наших промеров. Абсолютная длина туловища яков-самцов (быки и кастраты) колебалась в нашем материале от 136 до 149 см, самок от 131 до 141 см; средняя величина для самцов 141.7 см, для самок 137.3 см и для всех яков вообще 138.8 см или, округляя, 139 см. Длина туловища гибридов была 146 и 125 см. Длина туловища киргизского быка равнялась 160 см. Абсолютная длина хвоста у яка колебалась в пределах от 35 до 47 см. В среднем длина его хвоста равна 40 см. Если же мы отдельно вычислим среднюю длину хвоста для самцов и самок, то получим значительные половые отличия в абсолютной величине хвоста. Для самцов средняя длина хвоста равна 43 см (колебания 40—48 см), а для самок 38 см (колебания 35—40 см). У гибридов мы имели хвосты в 55 и 50 см. Средняя 52.2 см. Длина хвоста киргизского быка составляла 72 см.

Длина головы яков изменялась в пределах 40—45 см и в среднем

имела 42 см. Полового отличия на низшем материале подметить не удалось. Головы гибридов были 43—44 см у самцов и 39 см у самок. Голова киргизского быка равнялась 46 см.

Из абсолютных величин уже явствовало, что хвосты яков (42 см) значительно короче не только хвоста киргизского быка (72 см), но и хвостов гибридов (52.5 см). Но можно было бы предположить, что величина хвоста просто зависит от величины животного, не завися от его породы. Относительные цифры говорят нам как раз обратное. Длина хвостов у самцов-яков по отношению к длине туловища равна в среднем 30.46% (вариации от 28.68 до 33.93%). Для самок эта длина будет 27.89% (вариации от 25.53 до 29.19%) и для всех яков вообще 28.77%. Для гибридов относительная длина хвоста равна 37.60 и 40% и, наконец, для киргизского быка она равна 45%.

Теперь совершенно ясно, что хвост самцов-яков примерно в $1^1/_2$ раза короче хвоста киргизского быка. Еще короче хвосты ячек. Хвосты гибридов занимают промежуточное положение.

Для яков относительные размеры головы колеблются от 28.37 до 32.82% и составляют в среднем 30.74%. Для гибридов относительная длина равна 28.76 и 31.20% и для киргизского быка это будет 28.75%. Хотя эти цифры весьма далеки от идеала, но все же нам кажется, что в основном они подтверждают внешнее впечатление от животных, а именно, что яки более «головастые» животные, чем местный скот. О гибридах без дополнительного материала нельзя сказать чего-либо определенного.

2. Вес головы и передней ноги

Весовые индексы здесь гораздо показательнее. Вес голов самцов-яков, которые значительно тяжелее самок, колеблется от 9.8 до 14 кг. Средний вес 11.6 кг. Относительный вес изменяется от 4.44 до 5.03%, в среднем 4.79%. Для самок размах изменчивости будет 8.8—10 кг, и средний вес равен 9.3 кг, а относительный вес меняется в пределах от 3.76 до 4.38%, составляя в среднем 4.09%.

Если мы теперь просуммируем данные по самцам и самкам яков, то получим, что вес головы вариирует у яка от 8.8 до 14 кг, а в среднем он равен 10.04 кг. Средний относительный вес головы изученных яков равен 4.32% при вариациях 3.76—5.03%.

У гибридов-самцов мы имеем вес головы 14.4 кг, относительный — 4.42% и 13 кг, относительный вес — 4.07%. Для гибрида-самки эти цифры выглядят так: абсолютный вес 8.8 кг, а относительный 4.19%. Сейчас нам станет совершенно ясным (когда мы приведем цифровые данные по киргизскому быку), что гибриды наследуют тяжелую и массивную голову от яков. Киргизский бык имел голову, хотя и

весящую 14.6 кг, но ее относительный вес оказался равен всего лишь 3.52%. Это столь низкий процент, коего мы не встречали даже ни у одной самки яка, — известно, что их головы значительно легче голов самцов. Массивность и тяжесть головы яка и его гибридов по сравнению с головами местного скота можно считать доказанной.

Кроме голов, мы еще взвешивали передние ноги яков. Абсолютный вес ног оказался постоянным для самок яков. Во всех случаях без исключения этот вес равнялся 0.8 кг. Относительный вес ноги самок колебался от 0.32 до 0.38%. В среднем он был равен 0.35%.

У самцов вес ноги колебался между 0.8—1.2 кг. Средний вес ноги 1 кг. Относительный вес ноги изменялся от 0.37 до 0.44% и в среднем был равен 0.41%.

Из приведенных цифр ясно, что ноги самцов и абсолютно и относительно тяжелее ног самок. В среднем абсолютный вес ноги самки равен $^4/_5$ веса ноги самца, а относительный вес ноги самки равен $^7/_8$ относительного веса ноги самца. Средний вес передней ноги для всех яков будет 0.9 кг, относительный 0.37%.

Несмотря на значительный абсолютный вес ноги киргизского быка, 1.4 кг, относительный вес к весу тела мал — всего 0.34%. Этот относительный вес даже меньше, чем средний вес ноги самок, и далеко остается позади соответствующего веса самцов.

У гибрида-самки вес ноги был 0.8 кг и относительный вес равен 0.38%, т. е. здесь мы имеем типичное строение передней ноги, характерное для ячек.

Иную картину мы наблюдаем у гибрида-производителя. Абсолютный вес его ноги равен 1 кг, а относительный всего 0.31%.

Таким образом получается, что нога гибрида относительно легче не только ноги яка, но и ноги киргизского быка.

Еще более любопытный случай представляет нам нога гибрида-кастрата. Ее абсолютный вес равен 0.8 кг, составляет всего 0.25% веса тела, т. е. ее относительный вес равен всего $^5/_8$ того же веса ноги самца-яка.

3. Вес кожи

Кожа яка отличается от кожи обычного крупного рогатого скота своей относительной рыхлостью, при этом она с значительно бо́льшим трудом отделяется от туши, чем у последних.

Средний вес кожи яков равен 17.5 кг и составляет 7.87% веса тела.

У самок вес кожи вариировал от 15 до 20 кг и в среднем равнялся 17.3 кг при индексе 7.8%.

У кастратов вес кожи несколько выше, чем у самок, и выше

среднего индекса для яков вообще. В одном случае он равен 8.2% (при весе кожи в 16 кг), в другом случае 8% (вес кожи 18 кг).

Интересно, что индекс кожи гибридов значительно ниже, чем у яков. У гибрида-кастрата он равен 7.69% (вес кожи 25 кг), а у самки-гибрида он спускается даже до 6.66% при весе кожи в 14 кг.

ГЛАВА IV

КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРИЗНАКИ В СКЕЛЕТЕ

1. Ребра

Чрезвычайно интересной особенностью скелета яков и их гибридов является присутствие лишних ребер по сравнению с киргизским скотом. Из 9 обследованных яков 5 имели по 14 ребер и 4 имели 15 ребер, в то время как киргизский бык имел 13 ребер (число, нормальное для крупного рогатого скота). Два обследованных гибрида имели по 14 ребер. Следовательно, гибриды 1-го поколения наследуют многореберность яков. Нужно отметить, что для всех животных: яков, киргизского быка и гибридов, всегда остается постоянным число истинных ребер — оно равно 8. Вариирует лишь количество ложных ребер: их 5 у киргизского быка, 6 у гибридов и 6—7 у яков.

Крайне интересно было бы знать, имеем ли мы при появлении у яка 7-го ложного ребра ассимиляцию грудному позвонку 1-го поясничного позвонка, или же мы имеем просто интеркаляцию нового грудного сегмента и число поясничных позвонков остается прежним? К сожалению, ответить на этот вопрос нам пока не удалось, так как в условиях работы на бойне сосчитать поясничные позвонки, закрытые мускулами, не представлялось возможным.

2. Хвостовые позвонки

Подсчет хвостовых позвонков у яков показал, что число их вариирует от 13 (единичный случай — самка) до 16 (у 2 самцов и 1 самки). Наичаще встречается число 15 (у 1 самца и 4 самок). У гибридов число позвонков равнялось 16. К сожалению, число хвостовых позвонков киргизского быка не было подсчитано, но все же это не помешает нам сделать некоторые выводы. Минимум хвостовых позвонков, указанный для крупного рогатого скота, равняется 16 (Климов, 1932). Обычно число их колеблется в пределах 18—20 (Ellenberger, 1926). Максимальное число хвостовых позвонков насчитывается 21.

Таким образом гибриды по числу позвонков не выходят за рамку вариаций, свойственных крупному рогатому скоту, яки же частично

выходят; так, мы имеем для них наиболее обычно 15 позвонков, т. е. на один позвонок меньше минимума для крупного рогатого скота. Нужно помнить, что есть яки и с 16 позвонками. Такое слабое отклонение или даже вовсе не отклонение числа хвостовых позвонков яка от минимума крупного рогатого скота тем более удивительно, что мы знаем, что хвост яков в среднем в $1^1/_2$ раза короче хвоста киргизского быка, иными словами, он равен всего $^2/_3$ его длины и $^4/_5$ хвоста гибридов. Совершенно ясно, что такое укорочение хвоста яка происходит главным образом за счет укорочения хвостовых позвонков, а не за счет их потери.

Последнее явление играет крайне незначительную роль (потеря в отдельных случаях всего одного позвонка). Из сравнения хвостов яков с хвостами гибридов вышеизложенное делается очевидным. Мы имеем достаточно оснований предположить, что и по сравнению с киргизским быком (число хвостовых позвонков которого, правда, нам не известно) у яка основное отличие будет не в числе позвонков, а в их величине. Следует заметить, что последние 2—3 хвостовых позвонка яка особенно отличаются своими ничтожными размерами.

Из вышеизложенного нам кажется возможным сделать один вывод. Короткохвостость яка объясняется короткостью тел его хвостовых позвонков. Длиннохвостость киргизского быка вызвана удлиненностью его хвостовых позвонков. Гибриды, обладатели хвостов средней длины, имеют средние по длине хвостовые позвонки.

ГЛАВА V

ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЙ КАНАЛ

1. Ротовая полость

А. Нёбные валики. В ротовой полости мы обращали внимание на количество нёбных валиков на твердом нёбе, а также на форму и поверхность языка.

Изучение нёбных валиков показало (фиг. 3), что они весьма близки как у яка *(A)*, так и у киргизского быка *(B)*. Они у обеих форм типично зазубрены по заднему краю в передних рядах и постепенно утолщаются и теряют свою зазубренность в задних рядах. У киргиза мы имели 20 рядов валиков как на правой, так и на левой половине нёба. У яка с правой стороны их 19 рядов, а с левой 20. Подобное асимметричное строение не представляет чего-либо особенного и часто наблюдается у рогатого скота. Гибрид обладал

значительно меньшим количеством нёбных валиков, которые также были расположены асимметрично. На правой стороне их было 16, а на левой 17. Но и это преуменьшенное число валиков у гибрида по сравнению с яком и киргизом не представляет чего-либо особенного. Оно также укладывается в рамки известных вариаций числа валиков для рогатого скота. Число их колеблется от 16 до 20 (фиг. 3).

Б. Язык. Язык киргизского быка (фиг. 4) имеет типичное строение. Его вершина (apex linguae) почти ровная по ширине на всем протяжении, на конце несколько суживается и заканчивается типичным закруглением. На теле языка (corpus linguae) поднимается обычный бугор. На вершине языка, особенно близ его конца, располагается ряд ороговевших сосочков. Последние относительно мелки и невысоки. Лопатообразный язык яка значительно шире языка киргизского быка. Его тело, хотя и менее резко, чем у последнего, поднимается типичным бугром. Ширина языка яка не остается постоянной на всем его протяжении, но заметно увеличивается к его вершине. Самый кончик языка яка плоский и представляется значительно менее закругленным, чем у киргизского быка.

По этому признаку язык яка напоминает скорее язык лошади, чем язык крупного рогатого скота. На дорзальной стороне вершины языка, особенно близ его кончика, располагаются крупные и высокие роговые сосочки, резко отличные от сосочков киргизского быка.

Что касается языка гибрида, то при общей длине 48.5 см он показал одну особенность строения, которая хотя и приблизила его к яку, но по своему развитию превзошла последнюю. На дорзальной стороне языка гибрида мы наблюдали роговые сосочки, необычайно мощно развитые как по величине, так и по высоте. Они не только далеко оставляли позади ничтожные сосочки киргизского быка, но и значительно превосходили и крупные сосочки языка яка. К сожалению, язык скоро ушел из поля нашего зрения, и при отсутствии фотографии вопрос об его внешней форме я оставлю открытым. Замечу только, что на его поверхности мы насчитали 20 вальковатых сосочков (papillae circumvallatae). Из них 9 было на левой стороне и 11 на правой. Такое число вальковатых сосочков следует считать большим, так как для рогатого скота указываются вариации в пределах 8—17. Лишь Мюнх (Münch, 1926) указывает на редкие случаи нахождения их в числе 21. Наличие большого числа вальковатых сосочков и особенно прогрессивное развитие роговых сосочков на конце языка как будто (если этот случай окажется не единичным) дает возможность считать язык гибрида за орган, стоящий на высшей ступени развития, чем языки его родителей.

Фиг. 3. Нёбные валики: *A* — яка ♂ и *B* — местн. киргизского быка ♂

Особенно интересно подчеркнуть прогрессивное развитие на языке роговых сосочков, что должно дать животному большое преимущество при питании грубыми кормами.

2. Кишечный канал

Известно, что оформленные экскременты яков значительно отличаются от экскрементов крупного рогатого скота и скорее по внешнему виду напоминают экскременты лошадей, чем коров.

Фиг. 4. Языки: *A* — яка ♂ и *B* — киргизского быка ♂

Эти наблюдения с самого начала заставляли надеяться найти существенные отличия в строении кишечника яков по сравнению с кишечником крупного рогатого скота.

В поисках за этими отличиями мы измеряли длину некоторых

отделов кишечного канала и вычислили индексы этих отделов относительно длины всего кишечника в целом. Мы измерили отдельно длину тонких кишок, длину толстых кишок (ободочная кишка, прямая и слепая) и далее отдельно измеряли слепую кишку. Кроме того, мы вычисляли, во сколько раз длина всего кишечника или одного из его отделов превосходит длину туловища.

Общая длина кишечного канала яков колебалась от 34.95 до 41.54 м. Средняя длина была равна 37.84 м. Длина кишечника превосходила длину туловища минимум в 25.25 раза и максимум в 29.46 раза, в среднем 27.23 раза.

Длина кишечника киргизского быка была равна 49.92 м и превосходила длину его туловища в 31.2 раза.

Длина кишечника гибрида-кастрата была 41.82 м, т. е. длиннее туловища в 28.63 раза. Самка-гибрид имела кишечник в 35.74 м. Длина туловища укладывалась в нем 28.54 раза. Особняком стоит гибрид-самец, длина кишечника которого равна 54.87 м. К сожалению, у нас нет промера его туловища, а потому нельзя вычислить индекс длины его кишечника к туловищу.

Вышеприведенные цифры, нам кажется, достаточно ясно свидетельствуют о том, что кишечник яков и абсолютно и относительно (индекс 27.23) короче кишечника крупного рогатого скота. У киргизского быка мы имели кишечник в 49.92 м, т. е. почти 50 м, с индексом 31.2. Но эти величины еще очень скромны. По данным Автократова (1930), длина кишечника крупных жвачных равна в среднем 57.06 м. По данным Фомина (1925), длина кишечника кубанских и калмыцких коров вариирует от 46.9 до 62.2 м. Все эти цифры с достаточной убедительностью подтверждают реальность разницы длины кишечника яка по сравнению с кишечником крупного рогатого скота[1]. По этому признаку кишечник яков занимает среднее положение между кишечником крупного рогатого скота и кишечником мелких домашних жвачных (овцы, козы) и даже ближе к последним. Длина кишечника мелкого рогатого скота в среднем равна 32.73 м. Интересно здесь заметить, что и экскременты мелких жвачных, так же, как и яков, отличаются от экскрементов крупных жвачных своею оформленностью. Получается, очевидно, известная связь между длиною кишечника и формою экскрементов.

[1] Мы ни в коем случае не можем согласиться с выводом проф. В. И. Лемуса (1930) о том, что кишечник яков длиннее кишечника крупного рогатого скота, так как этого не следует даже и из его данных. У В. И. Лемуса мы находим: «длина кишок яка равна 42 м, гибрида 45 м, а длина кишок крупного рогатого скота изменяется от 47 до 51». Правда, он здесь же приводит данные о длине кишок у одной ярославской коровы, у которой она будто бы равнялась всего 29 м, но нам кажется, что здесь какое-то недоразумение. В лучшем случае цифра 29 относится к длине только тонких кишок, что сомнительно. Но к общей длине кишечника она относиться никак не может.

Длина кишечника гибрида-кастрата и гибрида-самки без особенных натяжек может быть уложена в рамки вариации кишечника яков. Кишечник гибрида-быка по длине явно несет признаки крупного рогатого скота.

Признав кишечник яков за более укороченный по сравнению с кишечником крупного рогатого скота, нам интересно теперь знать, пропорционально ли он укорочен по всем своим отделам, или нет. Не исключена возможность, что укорочение в каком-либо одном отделе кишечника происходит особенно резко. Для решения этого вопроса снова обратимся к цифровому материалу.

Длина тонких кишок у яка колеблется от 26.04 до 31.20 м, а в среднем она равна 28.16 м. Толстые кишки изменяются от 9.20 до 10.98 м, средняя их длина 9.68 м. Тонкие кишки превосходят длину туловища в 18.62—21.89 раза, что дает в среднем 20.26 раза. Толстые кишки длиннее туловища в 6.25—7.89 раза, что дает среднюю цифру 6.97 раза. Длина тонкой кишки относительно общей длины кишечника составляет минимум 72.78%, максимум 77% и в среднем 74.40%. Толстая кишка составляет не меньше 23% и не больше 27.22% длины всего кишечника. В среднем она равна 25.60% длины всего кишечника.

Тонкая кишка киргизского быка равна 40.60 м; она длиннее туловища в 25.38 раза и составляет 81.33% общей длины кишечника. Соответственно толстая кишка, равная 9.32 м, в 5.82 раза длиннее туловища и составляет 18.67% длины всего кишечника.

У кастрата-гибрида тонкая кишка равна 31.33 м (длиннее туловища в 21.45 раза) и составляет 74.92% длины всего кишечника. Его толстая кишка равна 10.49 м (длиннее туловища в 7.28 раза) и составляет 25.08% длины всего кишечника. Три показателя для тонкой кишки гибрида-самки будут: 1) длина 27.34 м, 2) кишка превосходит длину туловища в 21.87 раза и 3) она составляет 76.49% от общей длины кишечного канала. Толстая кишка у того же животного, равная по длине 8.40 м, превосходит длину туловища в 6.71 раза. На нее падает 23.51% от общей длины кишечника.

Для гибрида-самца, длина туловища которого не измерена, нам известны всего лишь две величины. Длина тонкой кишки 42 м. Она составляет 75.0% длины всего кишечника. Толстая—13.48 м и составляет 24.30% кишечника.

Резюмируя теперь наши цифровые данные о кишечнике яков, можно сказать что: 1) кишечник яков (в среднем), имеющий длину 37.75 м и превосходящий длину туловища в 27.23 раза, действительно короче кишечника киргизского быка (длиною в 49.92 м и превосходящего длину тела в 31.2 раза); 2) эта укороченность кишечника яков зависит главным образом от уменьшения по сравнению с крупным рогатым скотом отдела тонких кишок; ясно, что тонкие кишки яка

не только абсолютно, но и относительно короче кишок киргизского быка: они равны приблизительно $^4/_5$ их длины; 3) абсолютные величины толстых кишек яка и киргизского быка близки, можно сказать, одинаково, но относительно они различны; относительная длина толстого отдела кишок яка больше и равна $^7/_6$ относительной длины кишечника киргизского быка.

Таким образом, если изобразить кишечник яка и киргизского быка в сравнимых единицах, взяв за единицу длину туловища, то мы получим весьма показательную диаграмму, демонстрирующую нам особенности взаимоотношения отделов кишечника у обоих видов и их относительную длину (фиг. 5). Кишечник яка будет

Фиг. 5. Диаграмма кишечника: яка и киргизского быка ♂

иметь на такой диаграмме 27.33 единицы, из них 20.26 единицы будет приходиться на тонкие кишки и 6.97 единицы на толстые. Кишечник киргизского быка будет представлен 31.2 единицы, из них 25.38 единицы займет тонкая кишка и 5.82 единицы толстая. За среднюю линию мы возьмем границу между тонкой и толстой кишками и от этой линии влево будем откладывать в относительных единицах длину тонких кишок, а вправо в тех же единицах толстые кишки, которые у нас заштрихованы. На диаграмме прекрасно видно иное соотношение отделов кишечника у яка по сравнению с киргизским быком. Кишечник яка в основном укорочен за счет всего тонкого отдела, равного всего $^4/_5$ длины того же отдела у киргизского быка, а толстый отдел кишечника яка, например, развит сильнее, чем у киргизского быка. Он составляет $^7/_6$ длины толстых кишок киргизского быка и тем самым отчасти как бы компенсирует общую короткость кишечника яка.

Следует прибавить к сказанному еще и то, что диаметр тонкой кишки яка меньше, чем диаметр кишки киргизского быка. Цифровых величин, к сожалению, мы здесь не имеем, но по расспросным сведениям, полученным от лиц, долгие годы работающих на бойне в кишечном цехе, удалось установить, что наше наблюдение вполне правильно, так как при калибровке кишечника яка всегда получаются значительно меньшие показатели, чем при калибровке кишечника местного скота (калибровка делается так: у кишок, промытых, просушенных и надутых до предела, измеряется их диаметр). В дальнейшем необходимо обратить особое внимание на измерение диаметра кишечника яка.

ГЛАВА VI

НЕКОТОРЫЕ ПОДРОБНОСТИ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА

1. Пищевод и желудок

Пищевод яка-производителя был 110 см длиною и 7 см шириною. У киргизского быка его длина равнялась 112 см при ширине в 8.4 см.

Небезынтересно привести далее веса отдельных отделов желудка у яка и киргизского быка.

Таблица 4

	Як		Киргизский бык	
	кг	%	кг	%
Общий вес желудка	7.832	100	14.835	100
Вес рубца	5.012	64	7.700	51.90
» сетки	0.594	7.58	1.950	13.15
» книжки	1.368	17.57	4.030	27.17
» сычуга	0.858	10.95	1.155	7.78
Вес желудка в процентах к живому весу	2.48	—	3.57	—

Из приведенных цифр видно, что масса различных отделов желудка обоих животных весьма различна. Кроме того, желудок яка относительно в $1^1/_2$ раза легче желудка киргизского быка. Мне кажется особенно интересным здесь отметить, что у яка рубец и сычуг развиты относительно сильнее, чем у киргизского быка, но зато сетка и книжка развиты значительно слабее, чем у последнего. Сычуг киргизского быка равен приблизительно $^8/_{11}$ сычуга яка. Рубец киргизского быка по относительному весу составляет около $^3/_4$ рубца яка. Зато сетка яка равна лишь $^1/_2$ сетки киргизского быка, а книжка яка приближается к $^2/_3$ книжки киргизского быка.

2. Тонкие кишки

А. Двенадцатиперстная кишка. Двенадцатиперстная кишка яка была в 147 см. Желчный проток открывался в нее на расстоянии 35 см от пилоруса, а проток поджелудочной железы, отступя от желчного протока на 47 см, открывался в двенадцатиперстную кишку на 82 см от пилоруса.

У киргизского быка в двенадцатиперстную кишку длиною в 204 см желчный проток открывался на расстоянии 50 см от пилоруса.

Длина двенадцатиперстной кишки гибрида была равна 192.5 см. Желчный проток открывался от пилоруса на расстоянии 52 см, а проток поджелудочной железы на расстоянии 98.5 см.

Из этих данных следует, что duadenum гибрида по длине и по месту впадения желчного протока стоит ближе к киргизскому быку, чем к яку, у которого этот отдел кишки значительно короче.

Б. Тощая кишка. Тощая кишка у яка равна 29.19 м, у киргизского быка 38 м и у гибрида 39.515 м, т. е. приближается по длине к кишечнику киргизского быка.

В. Подвздошная кишка. Подвздошная кишка представляет значительный интерес, так как у трех животных почти одинакова: у яка 0.54 м, у киргизского быка 0.56 м и у гибрида 0.57 м.

Из приведенных данных ясно, что основное укорочение тонкой кишки яка происходит за счет укорочения тощей кишки.

3. Толстые кишки

Толстые кишки дали нам следующие цифры (в см):

Киргизский бык ♂	Слепая кишка	51.5
	Ободочная »	695.5
	Прямая »	185.0
	Всего	932.0
Як ♂	Слепая кишка	60.5
	Ободочная »	752.0
	Прямая »	115.0
	Всего	927.5

Здесь особое внимание следует обратить на длину прямой кишки, которая у киргизского быка, как видно, больше чем в $1^1/_2$ раза превосходит по длине rectum яка. Что касается изучения слепой кишки, то оно не дало сколько-либо интересных результатов. У яков она вариирует от 34 до 65 см; в среднем равна 51 см. Ее длина минимум равна 0.25 длины туловища, максимум 0.43 и в среднем 0.37. Слепая кишка в среднем равна 1.35% длины всего кишечника, вариируя от 0.97 до 1.60%. У киргизского быка слепая кишка имеет 52 см длины, равна 0.32 длины тела и составляет 1.32% длины всего кишечника.

У гибрида мы имеем (в см):

	Кастрат	Самка	Самец
Длина слепой кишки (абс.)	57	40	61
Относительная длина к туловищу	0.39	0.31	—
Процент от длины всего кишечника	1.36	1.11	1.10

Из вышеприведенного можно заключить, что вариации слепой кишки у киргизского быка и гибридов вполне укладываются в рамки вариации слепой кишки яка.

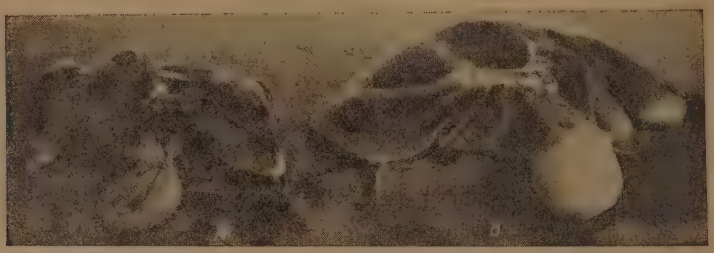
ГЛАВА VII

КРУПНЫЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

1. Печень

Печень киргизского быка при рассмотрении с висцеральной[1] поверхности имеет следующие особенности (фиг. 6):

1. Она значительно расширена в поперечном направлении и поэтому, сильно схематизируя, можно сказать, что контур печени с висцеральной стороны представляет собой вытянутый эллипсис. Если измерить максимальную толщину печени в дорзовентральном направлении (19.02 см) и вычислить эту величину в процентах



Фиг. 6. Печень: *A* — яка ♂ и B — местн. киргизского быка ♂

относительно поперечника печени (46 см²) [2]), принятого за 100, то получим известное представление о степени поперечной вытянутости контура печени. Для киргизского быка дорзовентральный диаметр печени составляет всего 41.7% поперечного диаметра. Очевидно, здесь контур вытянут значительно.

2. Печень распадается благодаря заметной вырезке на бо́льшую правую долю и значительно меньшую левую. Правая доля по нижнему своему краю, кроме вырезки, предназначенной для желчного пузыря (fissura cystica), где последний и находится, имеет еще вырезку, лежащую значительно левее.

3. Желчный пузырь расположен в правой стороне от линии, делящей печень на две равные половины, примерно на середине правой доли. Его проток начинается как раз под воротной веной печени (vena porta hepatis).

---

[1] Висцеральной поверхностью печени называют ее поверхность, обращенную к внутренностям, в противоположность другой поверхности, диафрагматической, обращенной к диафрагме.

[2] По данным Шмальца (Schmaltz, 1895), диаметр печени у крупного рогатого скота вариирует от 40 до 55 см.

4. Спигелиева доля[1] плоская и без резких границ переходит в хвостовую долю.

5. Хвостовая доля печени развита хорошо и заметно выдается за правый край правой доли печени.

Печень яка по целому ряду признаков отличается от печени киргизского быка.

1. Контур печени яка с висцеральной стороны более напоминает нам прямоугольник, несколько раздавшийся в стороны, чем эллипсис. Дорзовентральный диаметр (18 см) печени у яка составляет 51.4% поперечного диаметра (35 см). Это свидетельствует о значительно менее вытянутом контуре печени яка по сравнению с киргизом.

Фиг. 7. Печень гибрида

2. Здесь имеется разделение печени на две лопасти: правую бо́льшую и левую меньшую. Но разница в величине лопастей здесь значительно меньше, чем у киргизского быка. Никаких вырезок на правой доле печени, кроме пузырной вырезки, нет.

3. Спигелиева доля хорошо развита, резко отграничена от печени и весьма рельефна. Она довольно резко, благодаря сильному понижению рельефа, отделяется от хвостовой доли, которая не выделяется за правый край печени.

4. Желчный пузырь крупного размера, придвинутый к левому краю правой доли печени, лежит приблизительно на средней линии (воображаемой), делящей печень на две равные половины. Проток пузыря начинается влево от воротной вены печени.

Печень гибрида весьма своеобразна (фиг. 7).

1. Контур ее занимает промежуточное положение между эллипсом киргизского быка и вытянутым прямоугольником яка.

2. Дорзовентральный диаметр печени равен 50% поперечного диаметра. По этому признаку вытянутости контура печени печень гибрида приближается к печени яка.

3. Правая и левая доли печени по их взаимоотношению приближаются к яку. Разница их размеров не столь резка, как у киргизского быка. На правой доле никаких вырезок, кроме вырезки пузыря, нет.

4. Спигелиева доля плоская, хорошо отграниченная от печени

[1] У Элленбергера эта доля обозначается как processus papillaris lobi caudati.

и постепенно переходящая в хвостовую долю, которая выходит за правый край печени. По этому признаку печень гибрида приближается к печени киргизского быка.

5. Большой желчный пузырь по положению совершенно напоминает таковой яка. Он лежит по средней линии печени, отодвинут к левому краю правой половины печени, и его проток начинается левее вхождения в печень воротной вены.

Что касается веса печени как абсолютного, так и относительного, то для яков средний абсолютный вес был 2.3 кг (при размахе вариаций от 1.8 до 3.4 кг), а средний относительный вес (вес печени, взятой по отношению к живому весу) равнялся 1.02% (при изменчивости от 0.77 до 1.13%). У гибрида-самца абсолютный вес печени был 3.2 кг, а относительный 9.8%, у гибрида-самки печень весила 1.6 кг, что составило всего 0.76% ее живого веса. У киргизского быка печень весила 5.41 кг, относительный вес ее равен 1.30%. Приведенные цифры могут лишь засвидетельствовать только то, что печень киргизского быка и абсолютно и относительно по своей тяжести оставляет далеко позади печень яков и гибридов, которые по весовым отношениям гораздо ближе между собой, нежели с киргизским быком.

По данным Шнейдера (Schneider, 1904), вес печени у жвачных составляет $^1/_{96}$ живого веса (быки), $^1/_{98}$ (кастраты), $^1/_{83}$ (коровы) и $^1/_{87}$ (молодые животные). По нашим данным, средний вес печени яков равен $^1/_{98}$ живого веса при размахе вариаций от $^1/_{130}$ до $^1/_{80}$. Вес печени гибрида-самца равен $^1/_{120}$ живого веса, а печень самки-гибрида составляла всего $^1/_{132}$ того же веса. Ничтожность этих цифр станет особенно ясна, если мы укажем, что печень киргизского быка равна $^1/_{77}$ его живого веса.

Мнение проф. В. И. Лемуса о том, что вес «внутренностей, идущих в пищу», у яка и его гибридов больше, чем у крупного рогатого скота, нами опровергается.

2. Поджелудочная железа

Морфологическое обследование поджелудочной железы сделано нами лишь для гибрида-самца. В остальных случаях мы ограничивались лишь взвешиванием ее. У гибрида pancreas имела более или менее типичную V-образную форму. Большее ее правое колено содержало в себе основной проток и имело три дополнительные дольки. Меньшее левое колено было типично для рогатого скота раздвоено на конце для обхватывания воротной вены (v. porta).

Весовые вариации pancreas яков простирались от 102 до 155.8 г. Средний вес 126.4 г. Она составляет в среднем 0.06% веса тела, изменяясь в пределах от 0.04 до 0.07%.

У киргизского быка она весила 290 г и равна была 0.07% веса. У гибрида-кастрата мы наблюдали, что pancreas составляет максимальный процент от живого веса, а именно 0.08% при абсолютном весе в 248 г. У самки-гибрида вес железы был всего 102 г, что дало 0.05%.

Исходя из стандартов веса поджелудочной железы крупного рогатого скота, установленных В. С. Киселевым в Эндокринологическом институте, где средний вес указывается равным 150 г (при максимальном весе в 450 г и минимальном в 60 г), следует признать, что поджелудочная железа яков мельче, чем таковая крупного рогатого скота.

Вес pancreas гибрида-самца приближается по своей величине к весу железы киргизского быка, но зато вес поджелудочной железы самки-гибрида скорее напоминает вес железы яков. Но бывают случаи, когда и у крупного рогатого скота вес железы падает до 60 г.

3. Нутряной жир

Взвешивание жира внутренностей относится к наиболее сложной процедуре и далеко не всегда удается вполне его выделить, а поэтому цифровые данные здесь могут быть недостаточно точны.

Вес сала яков колебался от 1.6 до 4.8 кг. В среднем он равен 3.3 кг, т. е. равен 1.41% веса тела; вариации возможны от 0.71 до 2.09%. У гибридов самки и кастрата жир весил по 4 кг, что составляло 1.9% веса самки и 1.23% веса самца-кастрата.

ГЛАВА VIII

ОРГАНЫ ДЫХАНИЯ

1. Трахея

Из органов дыхания нами были обследованы лишь трахея и легкие. Гортани, на которые мы хотели обратить особое внимание, к сожалению, не были доставлены в Москву для обработки; а внимание на гортани обратить следует, так как недаром як называется хрюкающим быком, и весьма возможно, что секрет его «хрюканья» скрывается именно здесь.

Число колец трахеи яков изменяется в пределах от 48 до 56, среднее 52.

Из имеющегося материала можно сделать вывод о влиянии пола на число хрящевых колец. Так, если мы возьмем сперва самок (их мы имели в своем распоряжении 6) и посмотрим изменение числа колец из трахеи, то окажется, что числа эти меньше, чем у самцов,

а именно: 48, 49, 50, 52, 52, 56. Среднее для ячек будет 51. Если взять самцов и кастратов, то цифры будут значительно большие, а именно: 54, 54, 56. Следует заметить что бык-самец, число колец трахеи которого 54[1], по существу имел 56 колец, так как 2 кольца несли весьма явные следы слияния их из двух отдельных колец. Так что среднее число колец для самцов-яков 55. Это положение о половом отличии трахеи подтверждается и наблюдением над гибридами. У гибрида-самки число колец равняется 47, а у гибридов самца и кастрата в трахее было по 52 кольца, но из этих колец последние 3 кольца срослись между собою. В трахее киргизского быка мы насчитали всего 50 колец. Ограниченность материала не дает нам возможности сделать окончательные выводы, но, повидимому: 1) число колец в трахее яка больше, чем в трахее киргизского скота; 2) гибриды по количеству колец занимают среднее место между яками и местным скотом; 3) число колец трахеи у самцов больше, чем у самок.

Мы измерили длину трахеи у яка и у киргизского быка. У первого длина ее была равна 60 см при числе колец 56—54, если кольца, слившиеся из двух, считать за единые, а у последнего 66 см при числе колец, равном 50. Отсюда вполне ясно, что более короткая трахея яка имеет больше колец, но более узких (1.07 см). В среднем ширина одного кольца киргизского быка равна 1.32 см.

Следует отметить, что хрящевые кольца киргизского быка не только шире, но и значительно толще и грубее колец яка. Особенно интересна форма сечения трахеи у тех и других. У киргизского быка трахея обычная, характерная для жвачных: спереди она округлая, а позади имеет приостренный край, там же сходятся между собой задние хрящевые концы неполных колец трахеи[1]. С боков трахея чуть сжата. Но все же, несколько схематизируя, можно сказать, что сечение трахеи киргизского быка приближается к кругу, в то время как сечение трахеи яка имеет полулунную форму. По этому признаку она даже напоминает скорее трахею лошади, также сжатую в дорзовентральном направлении. Форма сечения трахеи и мощность развития хрящевых колец и их число — вот те признаки, на которые придется в дальнейшем обратить особое внимание при изучении как яков, так и их гибридов.

---

[1] Трахеальное кольцо, как известно, не полностью хрящевое. Его дорзальный участок не хрящевой, а соединительнотканный. Он лежит между дорзальными или задними концами хрящевого полукольца. На поперечном разрезе обычно эти концы сходятся между собой, так что соединительнотканной части трахеи снаружи не видно.

2. Легкие

А. Киргизский бык. Левое легкое состоит из типичных трех долей: верхушечной (lobus apicalis), сердечной (lobus cardiacus) и диафрагматической (lobus diaphragmaticus). Первые две доли приблизительно равны между собой, последняя значительно крупнее.

В правом легком верхушечная доля распадается на две части: переднюю и заднюю (краниальную и каудальную), причем передняя почти в 2 раза больше задней. Сердечная доля по величине приближается к задней части верхушечной доли, но отлична от нее по форме, так как расширяется на конце. Диафрагматическая доля велика. Она равна по величине двум предыдущим, вместе взятым. Прибавочная доля (lobus accessorius) невелика. Она отходит от диафрагматической доли сейчас же позади сердечной.

Б. Яки. У яков левое легкое состоит всего из двух долей: 1-я доля представляет слившиеся между собой верхушечную и сердечную доли, а 2-я — свободную диафрагматическую долю. В правом легком верхушечная доля распадается на две части. Они своими концами касаются переднего края диафрагматической доли. Благодаря этому сердечная доля значительно прикрывается задней частью верхушечной доли. Диафрагматическая и прибавочная доли мало отличаются от таковых киргизского быка.

В. Гибриды. У гибридов в левом легком верхушечная и сердечная доли неясно отделены друг от друга. Сердечная доля значительно выступает в вентральном направлении. По этим признакам легкое занимает среднее положение между легким яка и киргизского быка. Правое легкое имеет: верхушечную долю, распадающуюся на две части, далее сердечную и диафрагматическую доли, нормально устроенные. Прибавочная доля, лежащая под сердечной, равна приблизительно ее половине. Правое легкое, по признаку незакрытия сердечной доли верхушечной, напоминает нам легкое киргизского быка. Остальные признаки являются общими как для яка, так и для киргизского быка.

Взвешивание легких яков показало, что здесь возможны большие колебания. Легкое изменяется в пределах от 1.2 до 2.58 кг. В среднем его вес равен 1.75 кг. Относительный вес легких к живому весу животного также значительно изменяется и колеблется от 0.57 до 0.84%. В среднем он равен 0.75%, т. е. равен $^1/_{130}$ живого веса. Эта цифра $^1/_{130}$ оставляет далеко позади за собой вес легких крупного рогатого скота, который, по данным Шнейдера, для быков равен $^1/_{185}$, для волов $^1/_{179}$, для коров $^1/_{153}$ и для телят $^1/_{152}$ живого веса. Значительное развитие легких яка, нам кажется, должно связать с тем, что это животное горное, а следовательно,

дышащее более разреженным воздухом, чем обычный скот. Какой-либо зависимости веса легкого от пола подметить не удалось.

Легкие гибрида-кастрата весили 2.2 кг, что составляло 0.68% его живого веса. Легкие самки-гибрида весили 1.2 кг. И это составило всего 0.57% живого веса. К сожалению, легкие гибрида-самца, как и легкие киргизского быка, остались невзвешенными.

Не делая пока никаких окончательных выводов, все же следует подчеркнуть, что относительный вес легкого гибридов равен $^1/_{175}$ и $^1/_{174}$ живого веса. Он далеко не достигает среднего относительного веса легких яка, 0.75% ($^1/_{130}$), и, приближаясь к их минимальному относительному весу, тем самым как бы занимает среднее положение между относительным весом легких у яков и крупного рогатого скота.

ГЛАВА IX

КРОВЕНОСНАЯ СИСТЕМА И КРОВЕТВОРНЫЕ ОРГАНЫ

1. Сердце

Обследование сердца производилось в двух направлениях: сердце взвешивалось и определялся его объем.

А. Вес. Как при взвешивании сердца, так и при определении его объема существенное значение имеет тот жир, который обычно в большей или меньшей степени покрывает сердце снаружи.

Мы обычно и взвешивали и определяли объем сердца вместе с жиром. В тех же случаях, когда это было возможно, мы удаляли жир и вторично обследовали сердце.

Сердце яков на нашем материале изменялось по весу от 0.848 до 1.615 кг. В среднем оно весило 1.135 кг, что составляло минимум 0.43% и максимум 0.55% живого веса; в среднем оно равнялось 0.49%.

По полам мы имеем данные — самцы (быки и кастраты) дали следующие вариации абсолютного веса сердца: 0.848 — 1.615 кг. Средний абсолютный вес сердца самцов оказался равен 1.157 кг. Относительный вес сердца к живому весу колебался от 0.43 до 0.51% и был равен в среднем 46.3%, или $^1/_{238}$ его части. Для быков крупного рогатого скота Шнейдер принимает, что сердце составляет в среднем $^1/_{212}$ часть живого веса, а для кастратов $^1/_{226}$. Для тех же животных Шуберт (Schubert, 1909) дает следующие цифры: $^1/_{229}$ и $^1/_{228}$ живого веса. Принимая во внимание размах известных для крупного рогатого скота вариаций веса сердца, следует сказать, что сердце самцов-яков не выходит за пределы этих вариаций.

У самок абсолютный вес сердца в среднем равен 1.124 кг. Он колеблется от 1.025 до 1.229 кг. Относительный вес сердца у самок менялся от 0.45 до 0.55%. В среднем он был равен 0.50%,

или $^1/_{200}$ живого веса. Шнейдер указывает для самок средний вес сердца равным $^1/_{203}$ веса тела, Шуберт $^1/_{195}$ ($^1/_{153}$—$^1/_{270}$). Следовательно, относительный вес сердца самок яков, так же как и самцов, принципиально не отличается от такового крупного рогатого скота.

Из этих данных как будто получается, что хотя абсолютный вес сердца самцов (1.157 кг) превосходит абсолютный вес самок (1.124 кг), но относительно веса сердца самок тяжелее сердца самцов (46.3—60%). Это заключение совпадает с данными Шнейдера и по крупному рогатому скоту.

Вес сердца киргизского быка равен 1.91 кг ($^1/_{217}$ живого веса), что дает сердечный индекс в 0.46%, который ниже среднего индекса сердец самцов-яков (0.49%).

Сердца гибридов дали следующие величины: гибрид-кастрат имел сердце в 1.627 кг, равное $^1/_{200}$ живого веса (сердечный индекс 0.50%). Относительный вес сердца гибрида-кастрата следует признать весьма высоким. Он выходит далеко за пределы не только средних цифр для кастратов [$^1/_{226}$ веса тела (Шнейдер) и $^1/_{228}$ веса тела (Шуберт)], но и за пределы известных у них вариаций $^1/_{224}$—$^1/_{223}$ веса тела (Шуберт).

Сердце самки-гибрида весило 1.032 кг. Сердечный индекс 0.49%. По сердечному индексу она очень близка к ячкам, а следовательно, и вообще к обычным коровам.

Взвешивание сердец по снятии с них жира дало следующие результаты: у гибридов-кастратов жир составлял в одном случае 5.5% веса сердца, в другом 7.9%. В первом случае сердце с жиром весило 0.848 кг, без жира 0.801 кг. Вес жира равнялся 0.047 кг. Во втором случае вес сердца с жиром был 1.008 кг, без жира 0.930 кг. Чистый жир весил 0.078 кг.

Сердца ячек по количеству приросшего к ним жира значительно превосходят сердца кастратов. У одной из них мы имеем вес сердца с жиром 1.229 кг, без жира 1.099 кг и вес самого жира 0.130 кг, что составляет уже 10.6% от веса сердца.

У другой ячки процент жира еще более значителен. Он равен 12.9%. У этого экземпляра вес сердца с жиром 1.033 кг, без жира 0.9 кг и вес жира 0.133 кг.

Наибольшее ожирение сердца нами было встречено у самки-гибрида. Сердце ее весило с жиром 1.033 кг, а без него 0.890 кг. Жир весил 0.143 кг, что составляло 13.8% веса сердца.

Из этих кратких данных о весе сердца с жиром и без него, нам кажется, следует сделать тот вывод, что взвешивание сердца с жиром должно быть признано неправильным. Присутствие жира на сердце при взвешивании дает иллюзию большего веса, что вводит исследователя в заблуждение. Искусственное увеличение веса сердца присутствующим на стенках жиром весьма

значительно: оно колеблется от 5.5% веса сердца до 13.8. Интересно отметить, что обследованные сердца самок показали наличие почти вдвое большего процента жира (10.6—12.9—13 8%), чем сердца самцов-кастратов (5.5—7%). Весьма возможно, что только одним этим бо́льшим ожирением сердца самок и объясняется их больший сердечный индекс.

По крайней мере после перерасчета сердечного индекса, по удалении жира, особенно резко изменились сердечные индексы самок в сторону их уменьшения.

Таблица 5

№ животного	Сердечный индекс до снятия жира	Сердечный индекс по снятии жира	Разница между общими индексами
Як-кастрат № 97	0.43	0.41	0.02
Як-кастрат № 88	0.45	0.41	0.04
Самка-як № 90	0.55	0.49	0.06
Самка-як № 63	0.48	0.43	0.05
Самка-гибрид № 100	0.49	0.42	0.07

Нам хочется думать, что дальнейшие исследователи обратят серьезное внимание на наше замечание о необходимости взвешивать сердце по удалении жира. Без этого ни о какой точности исследования говорить не приходится.

Б. Объем. Переходим к объему сердца. Объем сердца яков с жиром колебался от 800 до 1160 см. В среднем он равен 898 см³. Объем сердца гибрида-кастрата был равен 1200 см³, а сердце гибрида-самки имело объем 970 см³.

Ниже приводится табличка процента уменьшения объема сердца по снятии с него жира.

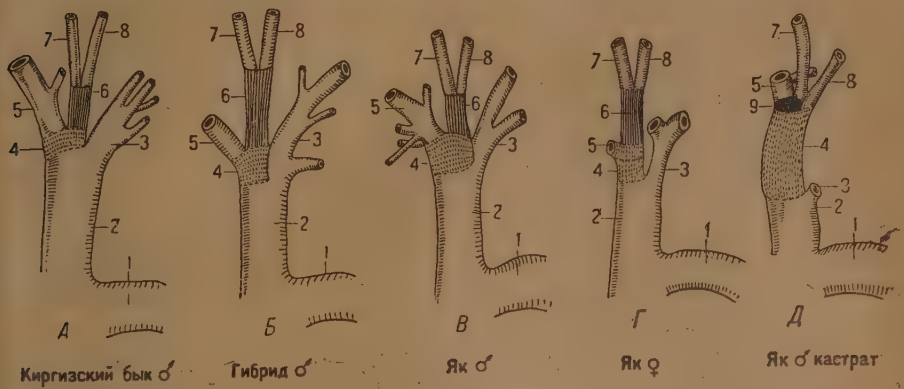
Таблица 6

№ животного	Объем сердца до снятия жира (см³)	Объем сердца по снятии жира (см³)	Процент уменьшения объема сердца по снятии жира
Як-кастрат № 97	800	776	3
Як-кастрат № 88	940	885	5.8
Самка-як № 90	1160	1050	9.5
Самка-як № 63	945	850	10
Самка-гибрид № 100	970	855	12

Эта табличка ясно показывает, какое значение имеет присутствие жира на сердце для определения его объема. Минимум жира увеличивает объем сердца на 3%, а максимум на 12%.

2. Отхождение главных артерий большого круга кровообращения, лежащих краниальнее сердца

Из 13 животных нами было достаточно тщательно обследовано всего 6, причем только в двух случаях мы имели совершенно сходную картину отхождения главных артерий от аорты, в остальных случаях мы наблюдали различные индивидуальные вариации.



Фиг. 8. Ответвление от аорты и крупных сосудов, лежащих краниальнее сердца; *А* киргизский бык ♂, *Б* — гибрид ♂, *В* — як ♂, *Г* — як ♀, *Д* — як-кастрат; *1* — aorta, *2* — truncus brachiocephalicus communis, *3* — a. subclavia sinistra, *4* — a. brachiocephalica, *5* — a. subclavia dextra, *6* — truncus bicaroticus, *7* — a. carotis dextra, *8* — a. carotis sinistra, *9* — a. anonyma dextra

На фиг. 8, *А* изображено отхождение артерии у киргизского быка. Отхождение достаточно типичное для жвачных. От аорты (*1*) отходит общий плечеголовной ствол truncus brachiocephalicus communis (*2*), который, отделив от себя левую подключичную артерию a. subclavia sinistra (*3*), переходит в очень короткую (на схеме покрытую пунктиром) плечеголовную артерию a. brachiocephalica (*4*). От этой последней ответвляется правая подключичная артерия a. subclavia dextra (*5*) и общий ствол сонных артерий truncus bicaroticus (*6*). Последний на фигуре продольно заштрихован, раза в два превосходит по длине плечеголовную артерию (*4*) и распадается на правую (*7*) и левую (*8*) общие сонные артерии (a. carotis dextra и a. carotis sinistra). У яков наблюдается ряд отклонений от вышеописанного. Так, у яка-самца (фиг. 8, *В*) отхождение сосудов очень близко к тому, что мы описали для киргизского быка. Вся разница заключается лишь в том, что плечеголовная артерия (*4*) здесь в 2—2½ раза длиннее, чем у киргизского быка, а общий ствол сонных артерий (*6*) при-

мерно равен по длине этому же стволу быка. Отсюда основная разница между киргизским быком и яком сводится к следующему. У яка a. brachiocephalica (*4*) равна по длине truncus bicaroticus (*6*), а у быка последний превосходит по длине a. brachiocephalica (*4*) больше чем в 2 раза.

Далее перейдем к фиг. 8, *Г*, где изображено отхождение сосудов у ячки № 90. Совершенно то же самое наблюдалось и у ячки № 63. Здесь длина плечеголовной артерии (*4*) примерно равнялась длине ее у самца-яка (фиг. 8, *В*, *4*), но общий ствол сонных артерий (*6*) здесь был значительно длиннее; он раза в полтора превосходил по длине плечеголовную артерию.

Совершенно исключительное положение в общем ряду заняли артерии яка-кастрата № 88, изображенные нами на фиг. 8, *Д*. Здесь мы имеем чрезвычайно раннее отделение левой подключичной артерии (*3*) от общего плечеголовного ствола (2), благодаря этому плечеголовной ствол значительно укорочен, а одноименная артерия (a. brachiocephalica) (*4*) колоссально развита. Она раза в два длиннее соответствующей артерии яков (фиг. 8, *В* и *Г*) и раз в пять длиннее той же артерии киргизского быка (фиг. 8).

Второю замечательною особенностью артерии кастрата является отсутствие общего ствола сонных артерий. Плечеголовная артерия (*4*) сразу распадается на левую сонную артерию (*8*) и на очень короткую правую безымянную артерию a. anonyma dextra (*9*). На фигуре она отмечена черным цветом. В свою очередь она распадается на правую подключичную (*5*) и правую сонную артерию (*7*). Вышеописанные особенности отхождения артерий кастрата-яка резко уклоняются от всех остальных известных нам случаев. Здесь, пожалуй, не лишним будет заметить, что отсутствие truncus bicaroticus среди жвачных наблюдается часто у овец, где его нет в 25% всех случаев. Возможно, что и для яка отсутствие общего сонного ствола дальнейшими исследованиями будет признано не столь исключительным. Мы это наблюдали у одного из четырех обследованных нами яков.

Теперь обратимся к гибриду (фиг. 8, *Б*). Отхождение его сосудов больше всего напоминает нам то, что мы наблюдали на фиг. 8, *Г* у двух ячек. Но есть и некоторые отличия, они сводятся к следующему: общий ствол сонных артерий (*6*) развит здесь больше, чем где-либо из описанных случаев. Он в 2 раза длиннее плечеголовной артерии (*4*), которая приблизительно равна по длине таковой у яков. Напомним, что у ячек (фиг. 8, *Г*) truncus bicaroticus (*6*) только в $1^1/_2$ раза превосходит длину a. brachiocephalica (*4*).

Итак, можно сказать, что в признаке отхождения артерий у гибрида скорее сказывается влияние яка, чем киргизского быка.

3. Диаметры аорты и легочной артерии

Теперь можно перейти к нашим данным о диаметре аорты и легочной артерии у яков и гибридов.

Средний диаметр аорты яков равен 4.1 см. Вариации диаметра были от 3.7 до 4.5 см. У гибрида-кастрата аорта равна 5 см, у гибрида-самки 4.2 см, у гибрида-производителя 3.7 см.

Средний диаметр легочной артерии у яков равняется 3.7 см. Наблюдавшиеся вариации укладываются между 3.3—4.2 см. У гибрида-кастрата легочная артерия равна 4.2 см, у гибрида-самки 3.3 см и у гибрида-производителя 2.3 см.

Небезынтересно дать ниже относительные величины легочной артерии по отношению к аорте, диаметр которой мы принимаем за 100%. Минимум диаметра легочной артерии у яков составляет 82.22%, а максимум 93.33% диаметра аорты. В среднем он равен 90.24%, т. е. составляет $^{9}/_{10}$ диаметра аорты.

Любопытно, что гибриды показали значительно более низкие индексы для легочной артерии, чем яки. У гибрида-кастрата легочная артерия равна 84% аорты, у гибрида-самки 78.6%, а у гибрида-производителя 62.2% аорты.

К сожалению, ни аорта, ни легочная артерия киргизского быка не были измерены. О сердце киргизского быка нам лишь известно, что его индекс (0.46%) стоит ниже среднего индекса сердца яков (0.49%).

Понижение индексов легочной артерии у гибридов наводит на мысль о том, что у киргизского быка эти индексы могут быть еще более низкими. Тогда высокие индексы легочной артерии яков могут быть объяснены тем, что в связи с высокогорным обитанием яков им необходимо усиленное снабжение легких кровью. И это усиленное снабжение кровью легких и совершается через расширившуюся в диаметре, по сравнению с местным скотом, легочную артерию. Мы высказываем здесь это, недостаточно еще обоснованное предположение с тем, чтобы дальнейшие исследователи обратили больше внимания на соотношение диаметров легочной артерии и аорты у крупного рогатого скота, чем это было сделано до сего времени. Нам лично работы на эту тему совершенно не известны.

4. Селезенка

К сожалению, мы имели возможность обследовать в весовом отношении селезенку только у яков и лишь у одного гибрида. Ниже приводим наши данные: у яков селезенка колебалась между 325 и 477 г, ее средний вес равен 388 г. Он составляет 0.19% общего веса тела. Вариации здесь возможны от 0.15 до 0.22%. У гибрида-ка-

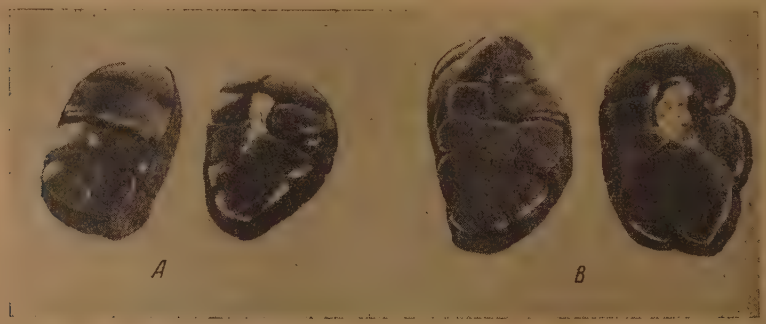
страта селезенка была несколько больше средней величины селезенки яка. Она весила 705 г и составляла 0.21% веса тела.

Для жвачных принимают, что вес селезенки относится к весу тела, как 1:621. По данным Шнейдера, минимальное отношение, наблюдавшееся у коровы, было 1:585. Наши цифры по яку не совсем совпадают с этими данными; отношение веса селезенки к весу тела яка равно 1:526, а у гибрида даже 1:476. Получается впечатление, что селезенка яков и особенно гибридов относительно тяжелее, чем у крупного рогатого скота.

ГЛАВА X

ПОЧКИ

Только у гибрида-производителя мы имели возможность описать топографическое положение почек и надпочечников. В этом случае правая почка располагалась на протяжении 13-го и 14-го ребер и далее простиралась назад, вдоль 1-го и 2-го поясничных позвонков.



Фиг. 9. Почки: *A* — яка ♂ и *B* — местн. киргизского быка ♂

Левая почка лежала асимметрично, на протяжении от 1-го до 4-го поясничного позвонка. Положение правой почки гибрида мало отличается от типичного положения этого органа у крупного рогатого скота (правая почка лежит у крупного рогатого скота от 12-го межреберного промежутка до 2, 3-го поясничных позвонков). Левая почка гибрида лежит на позвонок выше, чем у крупного рогатого скота. Очевидно, это стоит в связи с присутствием у гибрида пары лишних ребер. У рогатого скота левая почка располагается от 2-го (3-го) до 5-го (6-го) поясничного позвонка, а у гибрида она лежит от 1-го по 4-й позвонок.

Что касается веса почек яков (фиг. 9, *A*), то средний вес их для яков вообще равен 494 г, что составляет 0.21% живого веса тела.

Если произвести отдельно вычисления для самцов и для самок, то получается впечатление, что почки самок относительно тяжелее почек самцов. Для самцов мы имеем вариации абсолютного веса от 395 до 598 г. Среднее будет 481 г. Относительный вес почек изменяется у самцов от 0.18 до 0.23%, что дает в среднем 0.20%. У самок почки вариируют от 380 до 617 г. В среднем они весят 500 г. У самок минимум веса почек равен 0.18%, а максимум 0.25%. В среднем это дает цифру 0.22%.

Почки обследованного гибрида-кастрата весили 625 г, что составляло 0.19%, $^1/_{526}$; почки гибрида-самки весили всего 347 г (0.16% веса тела). Почки киргизского быка (фиг. 9, *B*), весившие 879 г, равнялись 0.21%. Подметить какие-либо специфические индексы почек для яков, гибридов и киргизского быка не удалось. Обращает лишь на себя внимание случай с гибридом-самкой, где мы имеем ничтожно малый индекс (0.16%), который не только отступает от среднего индекса почек яков (0.21%), но и выходит за пределы известного для него минимума (0.18%).

Вес почек гибрида-самки равен $^1/_{625}$ живого веса. У яков минимально почки составляют $^1/_{555}$ веса тела, максимально $^1/_{400}$ и в среднем $^1/_{500}$. У киргизского быка вес почек равняется $^1/_{476}$ живого веса. По данным Шнейдера и Клингера, для крупного рогатого скота вес почек составляет следующие части живого веса:

Таблица 7

	Быки	Кастраты	Коровы	Молодняк
Шнейдер	$^1/_{500}$	$^1/_{476}$	$^1/_{388}$	$^1/_{435}$
Клингер	$^1/_{520}$	$^1/_{515}$	$^1/_{431}$	$^1/_{435}$

Отсюда ясно, что вес почек всех яков и их гибридов, особенно гибрида-самки, стоит значительно ниже средних величин, как абсолютных, так и относительных, указанных для крупного рогатого скота.

ГЛАВА XI

ЭНДОКРИННЫЕ ЖЕЛЕЗЫ В УЗКОМ СМЫСЛЕ СЛОВА

1. Надпочечники

Топографически надпочечные железы обследованы были нами лишь у гибрида. Правый надпочечник лежал по внутреннему краю 2-й верхней четверти почки. Он имел (фиг. 10) треугольную сердцевидную форму, очень напоминающую карточное сердце, выемчатую по краям, особенно по краниальному краю. Его вершина была обра-

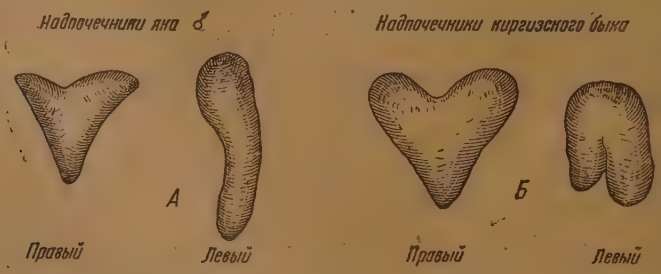
щена каудально. Стороны этого треугольника, особенно краниальная, несли заметные выемки.

Левый надпочечник лежал значительно выше левой почки, почти на уровне правого надпочечника, и только чуть был сдвинут каудально. Он имел форму (фиг. 10) неправильной, сжатой с боков, подковы. Его закругленная вершина была обращена краниально, а каудальный край был представлен двумя концами подковы, наружный край значительно дальше выступал назад, чем внутренний.

Фиг. 10. Надпочечники гибрида

Опишем здесь же форму надпочечников яка и киргизского быка. У киргизского быка (фиг. 11, *Б*) в общем надпочечники похожи на таковые же гибрида. Правый только еще больше напоминает карточное сердце, больше вырезки наверху и шире, чем у гибрида. Левый также имеет форму сжатой подковы, но менее асимметричной. Наружный конец, по сравнению с внутренним, заходит в каудальном направлении лишь незначительно.

У яка отличие значительное (фиг. 11, *А*). Правый надпочечник еще напоминает нам правый надпочечник киргизского быка и гибрида, но отличается острыми углами и известной асимметрией в положении верхнего внутреннего угла, который развит значительно сильнее. Левый надпочечник имеет удлиненно-овальную, несколько изо-



Фиг. 11. Надпочечники: *А* — яка и *В* — киргизского быка ♂

гнутую форму разогнутой подковы. Его выпуклый край направлен кнаружи, а концы обращены — один кранимедиально, а другой каудально. Краниально обращенный край расширен по сравнению со суженным каудальным краем.

После описания надпочечников яка и киргизского быка можно первоначально описанные надпочечники гибрида по ряду признаков признать по форме за органы промежуточного характера. Так, правый надпочечник гибрида занимает среднее положение между широ-

ким и закругленным на концах надпочечником киргизского быка и надпочечником яка, более узким и приостренным по концам. Особенно ясно промежуточное положение левого надпочечника гибрида. Если надпочечник яка имеет форму разогнутой подковы, обращенной своей выпуклой стороной кнаружи и вогнутой внутри, и если надпочечник киргизского быка имеет форму чуть асимметричной подковы, обращенной своей выпуклостью вперед и вогнутостью назад, то надпочечник гибрида имеет резко асимметричную форму. Образно можно сказать, что подкова начала сгибаться, но не согнулась до конца. Его выпуклая сторона смотрит еще кнаружи и вперед, а вогнутая обращена назад и внутрь.

Вес надпочечников для ячек изменялся от 9 до 14 г. В среднем он был равен 12.4 г. Относительный вес надпочечников равнялся в среднем 0.006%, изменяясь в пределах от 0.004 до 0.007%.

Для яка-самца мы имеем абсолютный вес надпочечников 12.7 г и относительный 0.004%.

Для яка-кастрата эти величины будут 12.4 г и 0.006%. В среднем для всех яков вместе абсолютный вес надпочечников будет равняться 13.6 г и относительный выразится цифрой 0.006%.

Из приведенных цифр вытекает, что половых отличий в весе надпочечников усмотреть нельзя.

Несмотря на значительный вес надпочечников киргизского быка (23.1 г), их относительный вес совершенно тождественен со средним относительным весом надпочечников яков — он равен 0.006%.

Надпочечники гибрида-производителя, весящие 26.8 г, показывают относительный вес весьма высокий — 0.008%. Надпочечники самки-гибрида весят 10.7 г, а гибрида-кастрата 16.0 г. В обоих случаях относительный вес одинаков и ниже среднего относительного веса яков — он равняется 0.005%.

Хотя, конечно, приведенные цифры о весе надпочечников еще не могут считаться окончательно точными, но все же, сравнивая их с установленными Киселевым стандартами для крупного рогатого скота, где средний вес указывается 10 г (максимум 20 г, минимум 5 г), нужно сказать, что надпочечники у яков (12.5 г) развиты выше среднего.

2. Щитовидная железа

Вес щитовидной железы значительно более изменчив, чем вес надпочечников. Абсолютный вес ее вариирует для всех яков в пределах 5.5—14.8 г. Относительный вес к весу тела изменяется от 0.003 до 0.007%. Средние величины для всех яков будут 11.5 г и 0.005%.

Для самок яков размах изменчивости абсолютных и относительных весов будет колебаться от 10.2 до 14.8 г и от 0.004 до 0.007%.

Средние величины для самок будут 11.7 г и 0.005%. Из приведенных цифр ясно, что они мало чем отличаются от средних величин для всех яков.

Приведем отдельные весовые данные для кастратов и быков:

Таблица 8

	Абсолютный вес (в г)	Относительный вес (в %)
Кастрат № 97	12.3	0.006
Кастрат № 88	8.5	0.003
Производитель	12.9	0.004
Средний вес для самцов . .	11.2	0.0043

Из таблички следует, что и абсолютные и относительные величины щитовидных желез самцов несколько меньше, чем у самок.

Щитовидная железа киргизского быка весит 23.1 г. Ее относительный вес равен 0.006%.

Данные по гибридам таковы:

Таблица 9

	Абсолютный вес (в г)	Относительный вес (в %)
Гибрид-кастрат	10.2	0.003
Гибрид-производитель	12.6	0.004
Общее по гибридам . .	11.4	0.0035

Щитовидная железа гибридов-самцов по среднему абсолютному весу приближается к таковому самцов-яков, но по относительному весу она стоит значительно позади последних (0.0035 вместо 0.0043%).

Принимая во внимание стандарты Киселева для крупного рогатого скота (средний 7.5 г, максимум 20 г и минимум 3 г), нужно отметить, что вес щитовидной железы не только яков (в среднем 11.5 г), но и их гибридов (минимум 10.2 г) должен считаться значительно превышающим средние нормы.

3. Изменение весового отношения надпочечника к щитовидной железе

Как правило, вес надпочечников яка превышал вес щитовидной железы. В среднем по всем якам этот вес равнялся 112% веса щитовидной железы.

Для самок яков относительный вес надпочечников составляет всего 102% веса. При этом возможны случаи, когда вес надпочечников падает ниже веса щитовидной железы (2 случая из 5 обследованных). Размах вариации относительно веса надпочечников ячек колебался от 89 до 134%.

У кастрата надпочечники составляли 145% веса щитовидной железы, зато у яка-производителя они равнялись всего лишь 98.2% той же железы. Интересно, что у киргизского быка и у гибрида-кастрата вес надпочечников и щитовидной железы был одинаковый. В этом случае индекс равен 100.

Совершенно особняком стоит гибрид-производитель, имевший колоссальные надпочечники, которые составляли 212% от веса щитовидной железы и одновременно составляли 0.008% веса тела. Этот факт значительного увеличения надпочечников у гибридов заслуживает в дальнейшем особого внимания.

4. Паращитовидная железа

Топографическое описание этой железы мы имеем лишь для гибрида-производителя, где она округлой формы, с диаметром около 0.8 см, располагалась в жировой клетчатке на вентральной поверхности шейных мышц, на уровне передних рожков щитовидного хряща (cornu orale), непосредственно латеральнее последних.

Вес железы в этом случае был равен 400 мг. У гибрида-кастрата она весила 300 мг.

Паращитовидная железа яка-быка была также округлой формы, с диаметром 0.6 см, весила всего 180 мг. У яка-кастрата № 88 железа весила 100 мг. У самок яков вес паращитовидной железы изменялся от 100 до 200 мг. Средний вес паращитовидной железы для яков следует считать 200 мг. Эта цифра стоит несколько ниже средней стандартной цифры для крупного рогатого скота, установленной Киселевым. Эта цифра 300 мг. Вариации веса железы для крупного рогатого скота указаны в пределах от 500 до 100 мг. Таким образом вес железы яков хотя и невелик, но не выходит за пределы вариации для крупного рогатого скота.

Что касается отношения веса железы к весу тела, то здесь возможны вариации от 0.00004 до 0.0001%, что дает средний индекс для яков 0.00008%.

Для гибрида-кастрата этот индекс равен 0.00009%, а для гибрида-производителя он будет 0.0001%.

5. Гипофиза

Индекс гипофизы как для яков, так и для их гибридов более или менее постоянен. Он вариирует лишь в пределах от 0.0005 до 0.0007%.

Отметим, что средний индекс гипофизы яков все же несколько больше, чем у гибридов. Средний вес гипофизы яков равен 0.0006%, в то время как индекс гипофизы у обоих обследованных гибридов (гибрида-кастрата и гибрида-самки) оказался 0.0005%. Но это еще не дает права сделать заключение о постоянном относительном весе гипофизы у гибридов. Дело в том, что индекс гипофизы 0.0006% является средним для всех яков.

Если же мы его вычислим отдельно для самцов-кастратов и для самок, то он будет отличаться: так, для первых он будет равняться 0.0005%, а для вторых 0.0006%.

Следовательно, у яков-кастратов индекс гипофизы ниже, чем у самок.

В материале же гибридов мы имеем как раз одного кастрата и одну корову, которая вообще дает несколько более низкие показатели, о чем оговорено при описании материала, а следовательно, эти данные по гибридам не могут быть признаны за показательные.

Абсолютный вес гипофизы яков вообще ничтожен. Стандарты для крупного рогатого скота, установленные Киселевым, показывают, что в среднем у этих животных гипофиза весит 2 г при максимуме 4.5 г, минимуме 1 г. Средний вес гипофизы для всех яков равен всего 1.348 г. Максимально он достигал 1.7 г (самка) и спускался в отдельных случаях до 0.99 г (як-кастрат). Средние цифры веса, приведенные отдельно для кастратов (1.065 г) и для ячек (1.442 г), указывают на относительное уменьшение гипофизы у первых. Гипофизы обследованных гибридов дали противоположные результаты, а именно: самка-гибрид имела гипофизу весом в 1.1 г, гипофиза гибрида-кастрата весила 1.54 г.

ГЛАВА XII

ПОЛОВОЙ АППАРАТ

1. Яичники

Переходя к описанию полового аппарата яков, сначала приведем данные относительно веса яичников.

Абсолютный вес яичников здесь варьировал от 0.4 до 0.8 г, в среднем яичники весили 0.6 г. Что касается отношения веса яичника к весу тела, то это отношение выражается индексами от 0.0002 до 0.0004%, что дает в среднем индекс 0.0003%.

Эти весовые показатели яичников яков поражают своей ничтожностью. Стандарты Киселева для крупного рогатого скота будут: 9 г — средний вес, 26 г — максимальный вес и 3 г — минимальный. Совершенно очевидно, что эти стандарты вовсе не применимы к якам.

Несколько велики по своим величинам, хотя все же близки к якам, стандарты, установленные тем же институтом для мелкого рогатого скота. Для последнего средний вес яичников равен 1 г при максимуме в 3 г и минимуме 0.5 г.

Итак, резюмируя, можно сказать, что абсолютный (а в данном случае и относительный) вес яичников ячек ниже такового не только крупного, но и мелкого рогатого скота.

Самка-гибрид, имевшая яичники весом в 0.4 г, что составляло 0.0002% веса тела, по этому признаку совершенно сходна с яками.

2. Семенники

Семенники яка весили 180 г, что составляло 0.04% веса тела. Длина одного семенника без придатка равнялась 9 см при максимальном обхвате в 14.5 см. Длина семенника с придатком достигала 11 см (фиг. 12).

Семенники киргизского быка, 225 г, составляли 0.05% от общего веса тела. Семенник без придатка имел длину 12 см, с придатком 14 см. Обхват его равнялся 20 см (фиг. 13).

Фиг. 12. Семенник яка ♂ (половина нат. величины)

Фиг. 13. Семенник киргизского быка (половина нат. величины)

Из приведенных цифр вполне ясно, что семенники яка и абсолютно и относительно менее таковых киргизского быка, но при этом все же и по величине и по весу они не выходят за пределы вариации семенников крупного рогатого скота. По данным Эндокринологического института, мы имеем, что длина семенника крупного рогатого скота в среднем равна 11 см, изменяется от 12 до 9 см. Вес семенников вариирует по тем же данным от 300 до 75 г и в среднем равняется 50 г. Следовательно, семенники яка-производителя по своему развитию даже несколько превышают среднюю норму для семенников крупного рогатого скота.

Зато семенники гибрида, весившие всего 86 г, что составляло всего 0.03% веса тела, уже явно отстали в своем развитии как по сравнению с яком и с киргизским быком, так и по сравнению с крупным рогатым скотом. Вес семенников гибрида приближается к самой границе минимума, отмеченной для крупного рогатого скота.

3. Penis

Длина penis яка-производителя равнялась 62 см при обхвате этого органа в 8 см.

Penis киргизского быка в длину имел 78 см при максимальном обхвате в 8.5 см.

ГЛАВА XIII

НЕРВНАЯ СИСТЕМА

1. Вес мозга

Что касается веса головного мозга яков, то он вариировал в пределах от 312 до 364 г. Средний вес нужно считать 340 г. Если это перевести на язык индексов, т. е. взять отношение веса мозга к весу животного, то мы получим вариации от 1.3 до 1.6%, что дает нам среднюю величину округленно 1.6% (точнее 1.55%). Эти величины довольно постоянны. Из 8 обследованных особей мы имеем этот индекс в 5 случаях: один раз имели 1.7% (як-кастрат), т. е. выше нормы, и в двух случаях ниже нормы: 1.3 и 1.4%.

Мозг гибрида-кастрата весил 388 г, что составляло всего 1.0% живого веса. Зато вес мозга гибрида-самки, равный 352 г, выраженный в процентах к живому весу, дал крупную величину 1.7%. Итак, индексы веса мозга у яков и гибрида-самки находятся в пределах нормы и только индекс мозга кастрата-гибрида поражает своей ничтожной величиной.

Из изложенного следует, что мозг яков по своему абсолютному весу ниже, чем мозг крупного рогатого скота, так как для последнего указываются вариации в весе головного мозга от 410 до 550 г (Элленбергер). В то же время по своим индексам (1.6) мозг яков вполне укладывается в предел вариации этих индексов для крупного рогатого скота: 1.0—2.0% (Wall, 1914/15).

2. Вес глаза

Глаз оказался органом, вариирующим в весовом отношении весьма незначительно. Вес его более или менее постоянен и у молодого и у старого животного. У яков эти вариации веса глаза наблюдались в пределах 29—34 г. Из 8 случаев мы лишь раз имели величину в 34 г; у трех особей глаз весил 29 г, у одной — 31 г и у трех—30 г. Эта последняя цифра, 30 г, и является средним весом глаза яков. Язык индексов еще более убедительно говорит нам о постоянстве отношения веса глаза к живому весу. Средний индекс веса глаза у яков будет 0.013%. Из 8 случаев только раз индекс был 0.012%, дважды он был 0.013%, а в 5 случаях он равнялся 0.014%. Этот же

индекс, 0.014%, наблюдался и у обследованной гибрида-самки. У гибрида-кастрата индекс ничтожно мал и равен 0.01%. Абсолютный же вес глаза у гибрида-кастрата был 32 г, а у гибрида-самки 29 г.

ГЛАВА XIV

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные выводы

По своему строению яки значительно более приземисты, коротко-хвосты и головасты, чем киргизский скот.

Длина их хвоста (в среднем 40 см) равна $^2/_3$ длины хвоста киргизского быка и составляет 30.46% длины туловища. Хвосты самцов-яков длиннее хвостов самок. Относительная короткость хвоста в основном зависит от короткости тел его позвонков, а не от уменьшения числа последних. Среднее число позвонков для яка нужно считать 15 (13—16).

Вес головы яка в среднем равен 4.32% веса тела. Вес передней ноги 0.37%.

Средний вес кожи яков равен 17.5 кг и составляет 7.87% веса тела.

Число ребер яков изменяется от 14 до 15, при этом истинных ребер бывает всегда 8, а число ложных может быть 6—7.

Язык яка лопатообразен и не приостряется на конце, как у крупного рогатого скота. На его конце сильно развиты роговые сосочки.

Кишки яка со средней длиною 37.84 м (34.95—41.5 м) короче таковых крупного рогатого скота и превосходят длину тела в 27.23 раза. Основная укороченность кишечника яка происходит за счет уменьшения по сравнению с киргизским быком длины тонкого отдела кишечника (тощей кишки), который равен всего $^4/_5$ длины того же отдела у киргизского быка. Отдел толстых кишок у яка несколько длиннее этого отдела у киргизского быка и равен $^7/_6$ его длины.

Вес желудка яка-самца (7.832 кг) составлял 2.48% веса тела. На рубец приходилось 64%, на сетку 7.58%, на книжку 17.47% и на сычуг 10.95% от общего веса желудка. Обращает на себя внимание относительно слабое развитие книжки, и особенно сетки, и сильное развитие рубца.

Печень яка характеризуется тем, что, если смотреть на нее с висцеральной поверхности, она имеет контур приблизительно прямоугольника. Ее дорзовентральный диаметр составляет 51.4% латерально-медиального диаметра. Lobus Spigelii хорошо развиты и отграничены от lobus caudatus, которая не выступает за латеральный край правой доли печени. Вес печени колеблется от 1.8 до 3.4 кг. В среднем он равен 2.3 кг. Средний относительный вес печени к весу тела будет 1.02% при размахе вариаций от 0.77 до 1.13%.

Поджелудочная железа яков вариирует в весе от 102 до 155 г. Средний вес ее равен 126.4 г. Она составляет в среднем 0.06% веса тела, изменяясь в пределах от 0.04 до 0.07%.

Трахея яка имеет в сечении полулунную форму. Ее кольца, более многочисленные у самцов (55), чем у самок (51), тоньше и уже, чем у киргизского скота.

В левом легком верхушечная и сердечная доли слиты. Вес легких колеблется от 1.2 до 2.58 кг и составляет в среднем $^1/_{130}$ веса тела (вариации от $^1/_{119}$ до $^1/_{175}$), что следует признать за указание на весьма значительное относительное развитие легких у яков. У крупного рогатого скота вес легких колеблется от $^1/_{185}$ и $^1/_{152}$ живого веса.

Абсолютный вес сердца яков, больший у самцов, чем у самок, менялся от 0.848 до 1.615 кг. В среднем вес сердца яков равнялся $^1/_{204}$ части живого веса: у самцов $^1/_{238}$ части, у самок $^1/_{200}$. Следовательно, относительный вес сердца, не выходящий за пределы вариаций, известных для крупного рогатого скота, у самок яков больше, чем у самцов. Частично это объясняется значительно большим ожирением сердца самок (жир составляет 11.7% от веса сердца), чем самцов (жир составляет 6.7% от веса сердца). Авторы считают, что взвешивание сердца с жиром следует признать неправильным, приводящим к ложным выводам относительно сердечного индекса животного.

Вариации в отхождении главных артерий от аорты в основном сводились к различию в отношениях длины a. brachiocephalica и truncus bicaroticus. Первая во всех случаях была длиннее, чем у киргизского быка. В одном же случае (як-кастрат) a. brachiocephalica была развита чрезвычайно сильно и превосходила по длине больше чем в $1^1/_2$ раза truncus brachiocephalicus. В этом случае truncus bicaroticus отсутствовал, a. carotis communis sinistra в этом случае отходила прямо от a. brachiocephalica, a carotis communis dextra была связана с a. subclavia dextra посредством очень короткой a. anonyma.

Диаметр аорты вариировал у яков от 3.7 до 4.5 см (среднее 4.1 см), диаметр легочной артерии изменялся в пределах 3.3—4.2 см (среднее 3.7 см). Последняя минимально равна 82.22% диаметра аорты, максимально 93.33%, в среднем 90.24%.

Селезенка яка велика. Она составляет $^1/_{526}$ часть веса тела. Вес ее колебался от 325 до 477 г (средний вес 388 г). Индекс селезенки колебался от 0.15 до 0.22% (средний индекс 0.19%).

Почки яков по весу и абсолютно (максимум 617 г, минимум 380 г, среднее 494 г) и относительно к живому весу $^1/_{500}$ ($^1/_{555}$—$^1/_{400}$) мельче, чем таковые крупного рогатого скота.

Надпочечники яков в среднем весят 12.6 г (9—14.7 г), что выше средней нормы для крупного рогатого скота. По своей форме правый

надпочечник яка сердцеобразный, с приостренными концами, а левый удлиненно овальный, лишь слегка изогнутый.

Щитовидная железа яков, в среднем весящая 11.5 г (индекс 0.0005%) и вариирующая от 8.5 до 14.8 г, при меняющихся индексах от 0.0003 до 0.0007% развита выше средних норм, характерных для крупного рогатого скота.

Паращитовидные железы, имеющие средний вес 200 мг (100—300 мг), с индексом 0.00008% (0.00004—0.0001%), развиты ниже среднего уровня, характерного для крупного рогатого скота.

Гипофиза яков, весящая в среднем 1.348 г (1.7—0.99 г), развита слабее, чем у крупного рогатого скота. У яков-кастратов гипофиза меньше, чем у самок.

Обычно надпочечники тяжелее веса щитовидной железы. Они в среднем составляют 112% ее веса (89—145%).

Абсолютный и относительный вес яичников ячек (0.6 г, 0.0003%) стоит ниже такового не только крупного рогатого скота, но даже и мелкого.

Семенники яка-производителя весили 180 г. Длина семенников с придатком 11 см (без него 9 см). Обхват 14.5 см. Длина penis 62 см при обхвате 8 см.

Абсолютный вес мозга яков ниже такового крупного рогатого скота. Он равен 340 г (312—364 г). Но индекс мозга яков (1.6%) не выходит за пределы средних величин для крупного рогатого скота.

Вес глаза изменяется от 29 до 34 г. Средний вес 30 г. Индекс веса глаза будет 0.013%.

Что касается гибридов яка и киргизского быка, то по большинству признаков они занимают промежуточное положение между двумя родительскими формами (длина хвоста, число хвостовых позвонков, длина кишечника, строение печени, число колец трахей, строение легких, форма надпочечников, вес щитовидной железы).

Некоторые признаки гибридов сближают их с яками (тяжелая голова, число ребер, впадение протока поджелудочной железы в duadenum, отхождение главных артерий от аорты, вес яичников), иные же — с крупным рогатым скотом (вес легких, вес паращитовидных желез). По некоторым признакам гибриды стоят ниже обоих родителей (вес ноги, число нёбных валиков, абсолютный и относительный вес почек и развитие семенников). У гибридов можно также констатировать наличие таких признакав, по развитию которых гибриды оставляют далеко позади своих родителей (развитие роговых сосочков языка, развитие печени и поджелудочной железы, вес сердца и селезенки, отношение веса надпочечника к щитовидной железе).

Институт эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.
Москва.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Автократов, Курс анатомии сельскохозяйственных животных, Госиздат, 1930.
[2] Боголюбский С. Н., Проблема эволюционной морфологии домашних животных, Ц том Изв. Академии Наук СССР, 1936.
[3] Боголюбский С. Н., Опыт анализа комплекции разводимых зверей (рукопись).
[4] Власов П., Гершензон С., Полякова А., Гибриды между яком и крупным рогатым скотом, «Проблемы животноводства» № 1, 1932.
[5] Гиц С. Г., Гибриды между яками и швицами, «Проблемы животноводства» № 5, 1933.
[6] Дмитроченко А. П., Домашние животные Киргизии. «Состав молока яка, его гибридов и киргизского скота».
[7] Дружинин А. Н. К познанию анатомии яка (Poephagus grunniens L.), Доклады Академии Наук СССР, т. IV (XIII), № 4 (108), 1936.
[8] Ellenberger W., Baum H., Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 1926.
[9] Иванова В. и Любимов И., Шерстные качества яка, «Скотоводство» № 3—4, 1933.
[10] Иванова В. и Любимов И., Об использовании шерстного покрова яка.
[11] Иванова В. и Любимов И., Значение яка в создании новых высокопродуктивных пород крупного рогатого скота, Изд. Киргизского н.-исслед. ин-та животноводства, Фрунзе 1933.
[12] Иванова В. и Любимов И., Молочная продуктивность местного алтайского скота, яков и гибридов между ними, «Скотоводство» № 8, 1931.
[13] Киселев В. С., Стандарты эндокринных желез крупного и мелкого скота (рукоп).
[14] Климов А. Ф., Системная анатомия домашних животных, Госиздат, 1932.
[15] Кожарин Ф., Гибридизация яка с обыкновенным рогатым скотом и ее перспективы, «Скотоводство» № 11—12, 1933.
[16] Klinger, Anatomie der Rinderniere, Diss., Bern 1910.
[17] Лемус В. И., Ойротская опытная станция, Бюллетень Всесоюзн. гособъединения мясосовхозов, «Скотовод» № 9—10, 1930.
[18] Любимов И., К вопросу об изучении яка и его гибридов с алтайским скотом на Ойротской опытной станции, «Скотоводство» № 1, 1931.
[19] Любимов И., Ойротский як, «Земельный работник Сибири» № 6, Новосибирск, 1927.
[20] Любимов И. и Иванова В., Як и его гибриды, Труды н.-исслед. ин-та гибридизации и акклиматизации с.-х. животных, Москва 1936.
[21] Лус Я. Я., Видовые гибриды яка и крупного рогатого скота. По материалам Казахстанской экспедиции Академии Наук СССР, изд. Академии Наук, 1928.
[22] Лус Я. Я., К генетике яка и его гибридов с крупным рогатым скотом, изд. Бюро по генетике, № 7, 1929.
[23] Лус Я. Я., Домашние животные Киргизии. Домашний як и его гибриды на Алтае и Тян-Шане.
[24] Münch F., Die Papillen der Zunge. Morphologische Arbeiten, Bd. VI, Stuttgart 1926.
[25] Schmaltz R., Masse der Leber und Milz des Rindes, Berliner Tierärztl. Wochenschr., 1895.
[26] Schneider, Gewicht von Herz, Lunge, Leber, Niere und Milz des Rindes, Ztschr. für Fleisch und Milch, Bd. 14, Berlin 1904.
[27] Schubert F., Anatomie des Herzens der Haussäugetiere, Leipzig 1909.
[28] Фомин, Материалы по вопросу о живом и убойном весе коров калмыцкой породы, Труды Кубанского с.-х. ин-та, т. III, вып. 2, 1925.
[29] Wall, Gewichte der anatomischen Teile, Jahresb. d. Tierärztl. Hochschule, Stockholm, 1914/15.

A. N. DRUŽININ, W. W. IWANOWA und I. M. LJUBIMOW. ZUR FRAGE DER VERGLEICHENDEN ANATOMISCHEN UNTERSUCHUNG DES YAKS, DES KIRGISISCHEN RINDES UND IHRER HYBRIDEN

ZUSAMMENFASSUNG

Ihrem Körperbau nach sind die Yaks bedeutend niedriger, kurzschwänziger und grossköpfiger, als die kirgisischen Rinder.

Die Länge ihres Schwanzes (durchschnittlich 40 cm) ist gleich $^2/_3$ der Schwanzlänge des kirgisischen Rindes, was 30.46% der Körperlänge beträgt. Die Schwänze der männlichen Yaks sind länger als die der weiblichen. Die relative Kürze des Schwanzes hängt hauptsächlich von der Kürze seiner Wirbelkörper ab, nicht aber von der Verminderung ihrer Zahl. Als Durchschnittszahl der Wirbel für den Yak muss man 15 (13—16) rechnen.

Das Durchschnittsgewicht des Kopfes des Yaks ist gleich 4.32% des Körpergewichts. Das Gewicht des Vorderbeins beträgt 0.37% des Körpergewichts. Das Durchschnittsgewicht der Haut des Yaks ist gleich 17.5 kg und beträgt 7.87% des Körpergewichts. Die Zahl der Rippen beim Yak schwankt von 14—15, wobei 8 Rippen echte sind, die Zahl der falschen aber 6—7 betragen kann.

Die Zunge des Yaks ist schaufelförmig und am Ende nicht zugespitzt wie beim Rinde. An ihrer Spitze befinden sich stark entwickelte Hornwärzchen.

Der Darm des Yaks (34.95 — 41.5 m) ist bei einer mittleren Länge von 37.84 m, kürzer als der jenige des Rindes und übertrifft die Körperlänge um 27.23 Mal. Die Verkürzung des Darms beim Yak beruht in der Hauptsache im Vergleich mit dem kirgisischen Ochsen, auf der verminderten Länge des Dünndarmendes (Jejunum), der im ganzen $^4/_5$ der Länge desselben Abschnitts beim kirgisischen Ochsen beträgt. Der Abschnitt des Dickdarms beim Yak ist etwas länger als der entsprechende Abschnitt beim kirgisischen Ochsen nämlich $^7/_6$ von dessen Länge. Das Gewicht des Magens, beim männlichen Yak—7.832 kg beträgt 2.48% des Körpergewichts, auf den Pansen entfallen 64%, auf die Haube 7.58%, auf den Psalter 17.47% und auf den Labmagen 10.95%. Auffällig ist die verhältnismässig schwache Entwicklung des Psalters und die starke Entwicklung des Pansens.

Die Leber des Yaks ist dadurch charakteristisch, dass sie, wenn man sie von der viszeralen Oberfläche betrachtet, ungefähr die Umrisse eines Rechtecks zeigt. Ihr dorso-ventraler Durchschnitt bildet 51.4% des latero-medialen Durchschnits. *Lobus Spigelii* ist gut entwickelt und vom *Lobus caudatus* getrennt, der über den lateralen Rand des rechten Leberlappens nicht hinausreicht. Das Gewicht der Leber schwankt zwischen 1800—3400 g. — Im Durchschnitt beträgt es 2300 g. Das durchschnittliche relative Gewicht der Leber zum Körpergewicht ist

gleich 1.02%, bei einer Variation von 0.77% und 1.13%. Die Intestinaldrüse des Yaks variiert im Gewicht zwischen 102—155.8 g. Ihr Durchschnittsgewicht ist gleich 126.4 g. Sie macht im Durchschnitt 0.06% des Körpergewichts, aus und variiert zwischen 0.04—0.07%.

Die Trachea des Yaks hat im Durchschnitt eine halbmondförmige Gestalt, ihre Ringe sind bei den Männchen zahlreicher (55) als bei den Weibchen (51), feiner und schmäler als bei den kirgisischen Rindern. In der linken Lunge sind der obere Lappen und das Herzlappen verschmolzen.

Das Gewicht der Lunge schwankt zwischen 1200 g und 2580 g und beträgt durchschnittlich $^1/_{130}$ des Körpergewichts (Variationen von $^1/_{119}$ bis $^1/_{175}$), was als Hinweis auf eine relativ recht bedeutende Entwicklung der Lungen beim Yak anzusehen ist. Bei den Rindern schwankt das Gewicht der Lungen von $^1/_{175}$ bis $^1/_{152}$ des Lebendgewichts.

Das absolute Gewicht des Herzens beim Yak, das bei den Männchen grösser ist als bei den Weibchen variiert von 848—1615 g. Im Durchschnitt war das Gewicht des Herzens beim Yak gleich $^1/_{204}$ des Lebendgewichts: beim Männchen $^1/_{238}$, beim Weibchen $^1/_{200}$. Folglich geht das relative Gewicht des Herzens nicht über die für Rinder bekannten Variationsgrenzen hinaus. Bei den Weibchen des Yaks ist es grösser als bei den Männchen.

Teilweise lässt sich das durch grössere Herzverfettung beim Weibchen (das Gewicht des Fetts beträgt bei dem Weibchen 11.7% des Gewichts des Herzens, während es beim Männchen 6.7% vom Gewicht des Herzens ausmacht) erklären. Die Autoren sind der Ansicht, dass das Wiegen des Herzens mit dem Fette als unrichtig anzusehen ist, da es, in Bezug auf den Herzindex, zu falschen Folgerungen führen muss. Die Variationen in den Abzweigen der Hauptarterien der Aorta führen zu Unterschieden in der Länge der *Art. brachiocephalica* und des *Truncus bicaroticus*. Die erstere war in allen Fällen länger als beim kirgisischen Ochsen. In einem Falle (Yak-Kastrat) war jedoch auch die *Art. brachiocephalica* äusserst stark entwickelt und übertraf an Länge den *Truncus brachiocephalicus* um anderthalbmal. In diesem Falle fehlte der *Truncus bicaroticus*. Die *Art. carotis communis sinistra* zweigte sich gerade von der *Art. brachiocephalica* ab und die *Art. carotis communis dextra* war mit der *Art. subclavia dextra* durch die sehr kurze *Art. anonyma* verbunden. Der Durchmesser der Aorta variierte bei den Yaks von 3.7 bis 4.5 cm (Mittel 4.1 cm). Der Durchmesser der Lungenarterie variierte von 3.3 bis 4.2 cm (Mittel 3.7 cm). Die letztere beträgt mindestens 82.22% des Durchmessers der Aorta, höchstens 93.33% und im Durchschnitt 90.24%.

Die Milz des Yaks ist gross. Sie bildet $^1/_{526}$ des Körpergewichts. Ihr Gewicht schwankt zwischen 325 und 477 g. Durchschnittsgewicht

388 g. Der Index der Milzschwankungen ist 0.15 bis 0.22% (mittlerer Index 0.19%).

Die Nieren des Yaks sind dem Gewichte nach, sowohl absolut (Maximum 617 g, Minimum 380 g, Mittel 494 g) als auch im Verhältnis zum Lebendgewicht $^1/_{500}$ ($^1/_{555}$ bis $^1/_{400}$), dieselben wie bei den Rindern.

Die Nebennieren des Yaks wiegen durchschnittlich 12.6 g (9—14.7 g), was höher als das Durchschnittsgewicht für Rinder ist. Ihrer Form nach ist die rechte Nebenniere des Yaks herzförmig mit zugespitzten Enden, die linke ist verlängert—oval, nur leicht gekrümmt.

Die Schilddrüse des Yaks, die durchschnittlich 11.5 g wiegt (Index 0.005%) und bei veränderndem Index (0.003 bis 0.007%) von 8.5 bis 14.8 g variiert, ist über die für das Rind charakteristische mittlere Norm hinaus entwickelt.

Die Epithelkörperchen, mittleres Gewicht 200 mg (100—300 mg) mit einem Index von 0.00008% (0.00004 bis 0.00001%), sind unter dem für das Rind charakteristischen Stand entwickelt.

Die Hypophyse des Yaks, die durchschnittlich 1.348 g (1.7—0.99 g(wiegt, ist schwächer entwickelt, als beim Rinde. Bei den Kastraten ist die Hypophyse kleiner als bei den Weibchen.

Gewöhnlich pflegen die Nebennieren schwerer als die Schilddrüsen zu sein. Ihr mittleres Gewicht bildet 112% des Gewichts der Schilddrüse (89 bis 145%).

Das absolute und relative Gewicht der Eierstöcke des Yaks (0.6 g bis 0.0003%) steht niedriger nicht nur unter dem des Rindes, sondern sogar unter dem der Schafe und Ziegen.

Der Hoden eines Zuchtyaks wiegt 180 g, die Länge des Hodens mit dem Nebenhoden beträgt 11 cm (ohne denselben 9 cm). Der Umfang beträgt 14.5 cm. Die Länge des Penis 62 cm bei einem Umfange von 8 cm.

Das absolute Gewicht des Gehirns ist beim Yak niedriger als das beim Rinde. Es beträgt 340 g (312 bis 364 g), aber der Index des Gehirns 1.6% übersteigt nicht die Grenzen mittlerer Grösse beim Rind.

Das Gewicht des Auges schwankt zwischen 29 und 34 g. Das mittlere Gewicht beträgt 30 g. Der Index des Augengewichts wird 0.013% sein.

Was die Hybriden zwischen Yak und kirgisischen Rind anbetrifft so nehmen sie nach den weiteren Merkmalen eine Zwischenstellung zwischen den elterlichen Formen ein (die Schwanzlänge, die Zahl der Schwanzwirbel, die Darmlänge, der Bau der Leber, die Zahl der Trachearinge, der Bau der Lungen, die Form der Nebenniere, das Gewicht der Schilddrüse). Einige Merkmale der Hybriden nähern sie dem Yak (der schwerere Kopf, die Zahl der Rippen, die Mündung des Kanals der Pankreasdrüse in das Duadenum, die Abzweigung kranial

vom Herzen gelegener Arterien von der Aorta, das Gewicht der Eierstöcke), die anderen dem Rinde (das Gewicht der Lungen, der Epithelkörperchen). Nach einigen Merkmalen stehen die Hybriden unter beiden Eltern (das Gewicht des Fusses, die Zahl der Gaumenstaffeln, das absolute und relative Gewicht der Nieren, die Entwicklung der Hoden). Es lässt sich aber bei den Hybriden auch das Vorhandensein solcher Merkmale konstatieren, in deren Entwicklung die Hybriden ihre Eltern weit übertreffen (die Entwicklung der Hornwärzchen der Zunge, die Entwicklung der Leber und des Pankreas, das Gewicht des Herzens und der Milz, das Gewichtsverhältnis der Nebennieren zur Schilddrüse).

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ ФЕНОГЕНЕТИКИ

В статье в краткой форме излагаются взгляды автора на значение феногенетики для познания процесса эволюции и, в частности, на соотношение между онтогенезом и филогенезом.

В основании анализа хорошо изученных феногенетических явлений,— т. е. изучения механизма становления признаков в онтогенезе, учитывая при их изучении генетически изученные различия, — автор устанавливает, что изменение в признаках организма есть по существу процесс изменения в соотношении его частей, и чем раньше это наследственное изменение сказывается в развитии, тем более сложный комплекс изменений оно в него вносит. Постулирование этого общего принципа развития ставит на очередь пересмотр ряда вопросов эволюционной морфологии и, в частности, проблемы типичного сходства и проблемы рекапитуляции.

В тезисной форме автор показывает, как при изучении конкретной эволюции могут найти отображение изученные им факты феногенетики и механики развития и как надо понимать сходство эмбриональных систем организма и процессов рекапитуляции.

Феногенетика, имеющая своим предметом эмбриологический анализ признаков, рассматривалась В. Геккером, основателем этого направления, как глава механики развития. Правильнее было бы сказать, что феногенетика представляет собой главу эмбриологии вообще, так как она изучает при помощи всех доступных методов возникновение признаков зрелого организма из их зачатков на возможно более ранних стадиях. Хотя при этом изучении и не исключается характерный для механики развития экспериментальный метод исследования, до сих пор, однако, основным методом был метод сравнения истории развития двух форм, различающихся по известным наследственным признакам.

Геккер отмечает как особенность методов феногенетики, что при этом производится эмбриологический дифференциальный анализ назад, до точки расхождения между обеими сравниваемыми формами. В то время как эмбриолог переходит в своем исследовании от начальных стадий ко все более поздним, в феногенетике исследователь следует обратному пути: от поздних стадий ко все более ранним. В действительности же в этом нет никаких различий: и в срав-

нительной эмбриологии исследователь практически всегда начинает изучение с поздних стадий развития и затем переходит ко все более ранним, вплоть до точки расхождения между сравниваемыми формами.

Феногенетика отличается от обыкновенной эмбриологии лишь тем, что исследователь сравнивает здесь историю развития весьма близких форм — рас, пород или мутаций, и притом обращает свое главное внимание на генетически изученные различия. Таким образом феногенетика есть на самом деле только глава сравнительной эмбриологии, занимающаяся изучением истории развития расовых различий, т. е. генезиса признаков, имеющих характер мутаций. Это, конечно, не значит, что феногенетика не может пользоваться экспериментальным методом. Наоборот, так как феногенетика определенно ставит на первый план вопросы изучения факторов формообразования, т. е. те же вопросы, что и механика развития (хотя и ограничивает их расовыми признаками), то в дальнейшем ее развитие неизбежно должно итти под знаком все более значительного использования экспериментального метода.

Если, таким образом, феногенетика по объему и методам исследования занимает весьма скромное место, составляя лишь главу обычной эмбриологии, то по своим задачам она, однако, далеко выдвигается за пределы ограниченной научной дисциплины.

Прежде всего, и это было выдвинуто как основная задача геккеровской феногенетики, изучая генезис мутационных изменений в индивидуальном развитии, феногенетик тем самым анализирует данную наследственную единицу в ее морфогенетическом проявлении. Мы изучаем ген, лежащий в основе данной мутации, как фактор формообразования. Или, точнее, мы изучаем, какое изменение претерпевает онтогенетическое развитие при изменении одного определенного гена. На этом пути уже достигнуты в некоторых специальных областях блестящие результаты. Здесь нельзя не упомянуть о заслугах Р. Гольдшмидта в изучении генезиса признаков пола у непарного шелкопряда, сопровождавшемся глубочайшим генетическим анализом. Эти исследования, дополненные изучением генезиса расовых различий в рисунке, окраске и других признаков, позволили Р. Гольдшмидту разработать очень интересную и стройную теорию развития и наследственности. В мои задачи не входит ни реферирование, ни критика работ Р. Гольдшмидта, я здесь лишь отмечаю это направление, выявившее себя как чрезвычайно плодотворное и многообещающее.

Несомненно, что эти задачи феногенетического анализа, теснейшим образом связанные и с задачами генетики и с задачами механики развития, представляют собой огромное поле для дальнейших исследований, обещающее дать действительно решающий материал для будущей теории индивидуального разви-

тия. В этом направлении задачи феногенетики и механики развития полностью совпадают. Я хотел бы, однако, обратить здесь внимание на то, что задачи феногенетики можно понимать и еще шире, чем это было намечено Геккером.

Мутация — не только изменение нормы, нарушение нормального развития; это также изменение, включающееся через естественный отбор в историю организмов. Мы можем рассматривать мутацию и соответственно измененный онтогенез как элемент филогенеза. С этой точки зрения изучение генезиса мутационных изменений в онтогенезе приобретает также весьма большой интерес. При этом в данном случае исключительно большое значение приобретает анализ эмбриональных зависимостей, связей, обнаруживаемых как методом сравнительного исследования, так и методом эксперимента. Я надеюсь, что мне удастся показать, что изучение этих зависимостей имеет большое значение и для понимания закономерностей филогенеза.

Еще Ч. Дарвин уделял большое внимание изучению соотносительной изменчивости и пытался, таким образом, ближе подойти к пониманию корреляции частей в эволюции организмов. Важность изучения таких соотношений видна хотя бы из следующего. Понятие гомологии органов, возникшее в связи с учением о «типе» и означавшее «типическое» сходство, значительно изменилось с установлением эволюционного учения. Гегенбаур определил гомологию органов как «отношение между органами одинакового происхождения, которые, следовательно, развились из одного и того же зачатка и обнаруживают одинаковое морфологическое соотношение». На первый план выдвигается, таким образом, не сходство частей само по себе, а сходство в соотношениях и связях с другими частями.

Так как и мутационные изменения по современным представлениям суть изменения не признаков, как таковых, а изменения «нормы реакции» организма, т. е. изменения морфогенетически связанной системы, то при изучении генезиса этих изменений в индивидуальном развитии возникает целый ряд вопросов: Как преобразовываются морфогенетически зависимые процессы и признаки в филогенезе? Как устанавливаются новые соотношения? Возможно ли выпадение новых звеньев корреляционной цепи и к каким результатам приводит разрыв связей? Каково значение таких разрывов при редукции органов? И так далее.

Таким образом перед феногенетикой ставится новая, очень важная задача. Феногенетика должна изучать морфогенетические связи расовых признаков в индивидуальном развитии, учитывая, что такие связи, включаясь в филогенез, могут стать базой для филетических координаций (употребляя здесь северцовский термин для обозначения филогенетических корреляций). В результате мы получим также

некоторый вполне конкретный материал для более близкого подхода к вопросам соотношений между онтогенезом и филогенезом.

В настоящее время фактический материал, которым обладает феногенетика, еще весьма незначителен. Он недостаточен для того, чтобы уже сейчас подводить общие итоги и делать далеко идущие выводы и широкие обобщения, но все же он позволяет по крайней мере наметить пути дальнейших исследований и показывает, что такими исследованиями открываются впереди все расширяющиеся перспективы.

Геккер сам сделал первую попытку свести результаты феногенетических исследований. Он собрал довольно большой материал по феногенетике общей пигментации, распределения окраски тела, по феногенетике эпидермальных образований (перьев, волос), кожных придатков головы (гребней и подобных выростов) и пытался объяснить различные изменения этих признаков главным образом принятием изменений в ритме роста соответственных областей кожи. В общем в эпидермальных образованиях обнаруживаются, по Геккеру, сравнительно простые соотношения, в отличие от мезенхиматозных органов, изменения которых сложно обусловлены многими факторами,— частью более или менее непосредственно изменениями в скорости размножения клеток, в характерном для них обмене веществ и их специфических реакциях, частью через посредство изменений во внутрисекреторной системе. Примерами таких более сложно обусловленных признаков могут служить явления полидактилии, синдактилии и другие ненормальности в строении конечностей, короткохвостость и бесхвостость. Еще более сложный комплекс изменений мы имеем в некоторых явно наследственных характерах, касающихся величины и формы различных органов (например, прогнатизм нижней челюсти Габсбургов, связанный с выступающей нижней губой и большим носом), и, наконец, в величине всего тела.

Интересно, что различные наследственные изменения могут возникать на различных стадиях индивидуального развития.

Изменения, характеризующие мутацию или расу, иногда выявляются только на поздних стадиях уже созревающего организма. Так, например, уклонения в строении вторичных половых признаков выявляются только тогда, когда развиваются эти признаки. Во многих случаях (у позвоночных) это совпадает с временем начала полового созревания, т. е. относится к конечным фазам общего развития организма.

Такие признаки, как характер оперения, различные кожные выросты, рога, также выявляются сравнительно поздно.

Однако, как бы поздно они ни выявлялись, у развивающегося организма характерные изменения устанавливаются во всяком случае во время незаконченного еще морфогенеза или, повидимому, еще го-

раздо чаще, во время закладки данных образований. Так, например, различные формы гребней у кур, по моим наблюдениям, ясно различаются со времени самой закладки гребня, т. е. примерно с 10-го дня зародышевого развития. Чаще всего даже поздние изменения организма являются результатом изменений зачатков органов, т. е. относятся к типу «архаллаксисов» А. Н. Северцова.

Особенно интересно, что в хорошо изученных случаях нам удается установить отклонения в развитии иногда значительно раньше закладки данного организма или образования, для которого характерно известное изменение. Изученная мною мохноногость кур выявляется раньше, чем появляются зачатки перьев в виде концентрации мезенхимы у постаксиального края конечности. Полидактилия выявляется раньше, чем закладываются пальцы ноги, в виде преаксиального расширения конечной лопасти конечности (аутоподиума). Хохол на голове хохлатых кур, по моим исследованиям, определяется раньше, чем проявится характерная форма и расположение зачатков перьев, в мезенхимных потоках идущих от крыши черепа к зачаткам перьев. Образование костной шишки на черепе хохлатых кур определяется раньше, чем появляется сама кость. Оно подготовляется на гораздо более ранних стадиях явлениями ранней гидроцефалии и дезорганизацией мезенхимного материала перепончатой крыши черепа.

Чем раньше появляются такие изменения, тем глубже они обычно нарушают течение процессов развития вследствие того, что на ранних стадиях отдельные морфогенетические процессы более тесно связаны и изменение одного частного процесса влечет за собой изменение целого ряда других процессов.

Так, уже при изучении развития мохноногости мне удалось установить, что мезенхима, идущая на образование закладки оперения, извлекается из зачатка скелета ближайшего постаксиального пальца. В результате получается недоразвитие четвертого пальца (брахидактилия), характерный его изгиб, недоразвитие когтя и т. д. Точно так же обнаруживается связь между развитием оперения и недоразвитием близлежащих частей скелета и на голове хохлатых кур и в конечностях полидактильных (где редукция лишнего пальца крыла связана с развитием оперения на первом пальце — с закладкою крылышка).

Еще более глубокой оказывается зависимость между ранней гидроцефалией среднего мозга и образованием лобной шишки на черепе хохлатых кур. Это последнее изменение уже весьма глубоко нарушает нормальное развитие организма. Уже бегающие цыплята хохлатых кур не имеют еще костной ткани в лобной шишке, и их передний мозг оказывается совершенно незащищенным какими-либо достаточно прочными тканями. Вряд ли такая форма была бы жизненной в естественных условиях без защиты со стороны человека.

С этой точки зрения данную мутацию домашней курицы мы можем сравнивать с полулетальными мутациями.

Возможны, однако, и еще более ранние и еще более глубокие нарушения индивидуального развития организма. Такие нарушения приводят к столь резким изменениям всей организации, что животное оказывается мало жизнеспособным и нередко гибнет, не доходя до взрослого состояния или даже в зародышевом состоянии. Генетики называют такие мутации летальными. Таковой оказывается, например, хондродистрофия кур ползунов, по исследованиям В. Ландауера. Гомозиготные в отношении этого фактора зародыши отстают в росте и гибнут обыкновенно уже на 4-м дне насиживания. Совершенно уродливо развиваются и гибнут в зародышевом состоянии также гомозиготные особи рогатого скота декстер (также явления хондродистрофии).

В новейшее время обстоятельно изучен генезис летальной мутации, обнаруживаемой в гетерозиготном состоянии в виде короткохвостости мышей. Гомозиготные зародыши этих мышей, по Чизли (Chesley, 1935), не имеют хорды (она, повидимому, закладывается, но сейчас же и дегенерирует) и, вместе с тем, в них недоразвиваются нервная система и сомиты. Зародыш гибнет еще на стадиях образования основных осевых органов. В гетерозиготном состоянии наблюдаются подобные же дефекты, но только в хвостовой области, т. е. позднее развивающейся части осевых органов, и это, конечно, не приводит к таким глубоким нарушениям всей организации. В этом случае особенно ясно видна связанность изменений осевых органов, как этого и можно было ожидать на основании данных механики развития, поскольку материал хорды является основным индуктором для развития нервной пластинки, а последняя обусловливает расчленение мезодермы на сомиты (Бытинский-Зальц, 1931).

Из всего приведенного материала ясно видно, что всякое видимое изменение, принимаемое нами за характерное выражение определенной мутации, за признак данной породы, есть следствие изменений в процессах развития, нередко задолго предшествующих закладке данной части, органа, признака. При этом также обнаруживается, что эти процессы теснейшим образом взаимно связаны: заметные изменения одних морфогенетических процессов связаны с, может быть, менее иногда заметными изменениями других процессов. Степень этой связанности может быть различна. Геккер различает: 1) признаки с просто обусловленным, т. е. рано автономизированным, развитием и 2) признаки со сложно обусловленным развитием, связанным многообразными корреляциями. Различие это, конечно, понимается как относительное, и определенной грани между обоими типами Геккер не проводит. (Геккер считает, что первые обнаруживают ясное расщепление по Менделю, а вторые дают неясные картины домини-

рования, вариируют и дают необычайные числовые соотношения при расщеплении. Эти соображения Геккера, очевидно, неверны. Простая окраска волос, а тем более их форма, генетически иногда обусловлена очень сложно и дает иногда совершенно неясные картины наследования. С другой стороны, сложный комплекс явлений мохноногости у кур или хохлатости, связанной с головной шишкой, или еще более сложное явление хондродистрофии у кур и у рогатого скота декстер, или короткохвостости у мышей очень просто обусловлены отдельными наследственными факторами и дают простые картины расщепления.)

С точки зрения механики развития это разделение совершенно правильно. Сложная обусловленность, т. е. далеко идущая зависимость отдельных процессов, в особенности характерна для более ранних стадий развития (и для объектов с более значительной регуляционной способностью на ранних стадиях развития). Простая обусловленность указывает на ограниченность области изменения, которое происходит на стадиях уже далеко идущей автономизации частей (что, как мы знаем, при мозаичном типе развития происходит раньше, чем при регуляционном). Изменение в основном ограничивается тогда уже обособленным «сегрегатом».

Во всяком случае мы подчеркиваем еще раз, что всякое изменение в признаках организма есть изменение соотношений частей, и чем теснее последние связаны между собой на данной стадии развития, тем глубже эти изменения захватывают весь организм. Так как морфогенетические связи в общем на ранних стадиях оказываются более тесными, то, чем раньше данное наследственное изменение сказывается в развитии, тем более сложный комплекс изменений оно в него вносит.

Если мы, таким образом, переносим центр тяжести с признаков на связи, на корреляции, то в совершенно ином освещении выступает перед нами и ряд вопросов эволюционной морфологии, как, например, вопрос о соотношении между онтогенезом и филогенезом и, в частности, проблемы эмбрионального сходства и рекапитуляции.

Как я уже подчеркнул раньше, имеющийся в настоящее время материал феногенетики еще недостаточен для того, чтобы дать исчерпывающее решение хотя бы некоторых из указанных вопросов. Однако мне все же кажется вполне уместным сделать попытку осветить вопрос о соотношении между филогенезом и онтогенезом со стороны данных феногенетики и механики развития. Прежде всего мы должны отметить, что

I. Мелкие мутации и обычные расовые отличия: а) обыкновенно касаются позднейших стадий развития организма и б) захватывают ограниченную область (систему органов, орган, ткань, конечно также известные функции или общефизиологические

отправления и т. д., но мы здесь говорим о морфологической стороне явления). В таком случае они не вносят особенно глубоких нарушений развития.

II. Крупные мутации: а) выявляются в индивидуальном развитии обыкновенно раньше, б) захватывают более значительную область организма. Поэтому они глубже нарушают развитие и часто сказываются летальными или полулетальными. Среди пород домашних животных имеются и такие, которые обладают леталями в гетерозиготном состоянии. При чистом разведении часть потомства таких пород неизменно гибнет (куры-ползуны, рогатый скот ниатта и декстер и др.). У лабораторных животных летальные мутации наблюдаются очень часто (желтые мыши, короткохвостые мыши, очень много летальных мутаций известно у мушки дрозофилы).

Фактор, оказывающий в гомозиготном состоянии летальное действие, обычно сказывается и в гетерозиготном состоянии в виде известного ослабления жизненности. Не подлежит сомнению, что в естественных условиях такие формы были бы быстро истреблены и что для нормального процесса эволюции они положительного значения иметь не могут.

Глубокие нарушения развития могут приобрести известное значение лишь при регрессивной эволюции, когда при переходе к упрощенной жизни, например к паразитизму, происходит быстрое упрощение всей организации.

Таким образом, хотя мутационные изменения могут в одинаковой мере захватывать любые стадии и, следовательно, в организме все стадии индивидуального развития и все его части изменчивы, практически в конкретной эволюции ранние стадии развития оказываются наиболее стойкими, так как индивидуальные уклонения на этих стадиях оказываются летальными и отбрасываются естественным отбором. Какие же из этого можно сделать выводы?

I. В конкретной эволюции различные области зародыша изменяемы в различной степени. Более автономные, рано обособляющиеся части (например, эпидермис и его производные) более изменяемы, даже на ранних стадиях, так как их изменение обыкновенно не вносит слишком больших нарушений в процессы развития всего организма. Наоборот, области, морфогенетически связанные с жизненно важными органами, почти неизменяемы, по крайней мере на ранних стадиях, пока они играют роль индукторов (хорда, нервная система). В зависимости от них развивается ряд основных органов. Изменения первых приводят к недоразвитию вторых. Морфогенетические связи эмбрионов сохраняются затем у взрослых организмов в виде относительно постоянных топографических соотношений.

Отсюда проистекает относительное постоянство «типов» живот-

ного царства и, в частности, постоянство соотношений между осевыми органами, характеризующее позвоночных животных. «Типическое» сходство эмбрионов позвоночных, на которое обратил особое внимание К. Бер, есть выражение постоянства основных морфогенетических связей, т. е. основной системы индукторов на ранних стадиях развития позвоночных.

II. В конкретной эволюции легче и чаще изменяются позднейшие стадии развития, так как именно эти изменения являются наиболее «безболезненными». Ранние стадии оказываются практически более консервативными. Поэтому у даже далеко в своей эволюции разошедшихся форм эмбрионы тем более похожи друг на друга, чем они моложе. Положение К. Бера об эмбриональном сходстве получает, таким образом, свое объяснение при учете взаимозависимости морфогенетических процессов на ранних стадиях. Если позднейшие стадии развития значительно изменены, то ранние стадии оказываются мало измененными, т. е. «анцестральными», сходными с ранними стадиями развития далеких предков.

Поэтому мы обнаруживаем в развитии высших форм явления рекапитуляции процессов, характерных для низших.

III. Так как мозаичный тип развития характеризуется ранней автономизацией частей, то при нем, с одной стороны, рано фиксируется общий план строения (в наиболее общей форме), а с другой стороны, вся система, в отдельных ее частях, оказывается весьма изменчивой и мало обеспечивает возможность рекапитуляции в развитии отдельных систем органов. Наоборот, при регуляционном типе развития с далеко идущими зависимостями, явно обнаруживаемыми иногда и на поздних стадиях, имеются все данные для гораздо более полной рекапитуляции. Так, например, относительно наиболее полная рекапитуляция наблюдается у высших позвоночных (у которых регуляция на ранних стадиях весьма совершенна).

IV. В пределах любой отдельной морфогенетической цепи (внутри сегрегата) в филогенезе более изменяемы конечные фазы (как более автономные в индивидуальном развитии). Ранние стадии в большей мере зависимы, мало изменяются в процессе эволюции и дают поэтому картину повторения, рекапитуляции анцестрального, т. е. мало измененного, состояния, бывшего у далеких предков.

Рекапитуляция ранних стадий развития и есть в основном выражение сложных морфогенетических зависимостей — выражение морфогенетической целостности организма.

V. В различных морфогенетических цепях может

на более или менее ранних или поздних стадиях обнаруживаться большая или меньшая степень автономности. Чем более эта морфогенетическая цепь в онтогенезе зависима от соседних, тем менее она изменяема у эмбриона в его филогенезе. Поэтому наиболее зависимые и по сути наиболее пластичные, наиболее легко приспосабливающиеся системы являются в эволюции эмбриона наиболее консервативными и ясно обнаруживают явления рекапитуляции анцестральных состояний. Этот вывод кажется почти парадоксальным. Однако ряд примеров может нам показать его правильность.

Такие системы, как нервная, мускульная, выделительная и в особенности кровеносная система позвоночных, обладают колоссальной пластичностью и легко изменяются в зависимости от функциональных изменений даже у отдельной особи и даже во взрослом состоянии. Вместе с тем в эмбриональном развитии эти системы органов, и особенно мускульная и кровеносная, дают нам прекраснейшие примеры рекапитуляции очень давних состояний. Вспомним закладку артериальных дуг у птиц и у млекопитающих, как повторение жаберных сосудов рыб, утерявших всякое значение у наземных позвоночных и др.

С другой стороны, скелет — наиболее прочная ткань организма дает нам гораздо менее ясные картины рекапитуляции. Как правило, можно сказать, что из скелетных частей у эмбриона закладывается лишь то, что имеется в скелете взрослого животного. Если у наземных позвоночных закладываются гомологи жаберных дуг, то исключительно те дуги и те их части, которые сохранились у взрослого животного в виде частей подъязычного аппарата и гортанных хрящей. Неудивительно поэтому, что теория парных конечностей позвоночных разработана на основании данных по эмбриональному развитию мускулатуры, а не скелета, и то же самое касается теории происхождения головы позвоночных.

Естественно, что еще хуже выражается рекапитуляция в индивидуально рано обособляющихся автономных системах. Таковой системой является, например, эпидермис и его производные. Вспомним, что эмбриология до сих пор не дала ни одной общепринятой теории происхождения такого молодого образования, как волос млекопитающих. Никакой рекапитуляции каких-либо анцестральных состояний здесь установить не удалось.

Резюмируя, можно сказать, что

I. «Типическое» сходство К. Бера есть сходство основной системы эмбриональных индукторов (организаторов возрастающих ступеней). Относительное постоянство «типа» есть результат того, что почти всякое уклонение в этой связной системе оказывается летальным.

II. Рекапитуляция есть повторение одних и тех же связей, характеризующих как общую, так и данную частную систему органов, в особенности на ранних стадиях. Это есть выражение относительного постоянства морфогенетических соотношений между разными частями внутри данной системы и притом также между предыдущими и последующими фазами развития, поскольку предыдущие фазы есть база для последующих.

Здесь я лишь наметил в виде кратких положений некоторые более общие выводы, которые как будто вырисовываются уже на основании сопоставления данных феногенетики и механики развития с данными сравнительной морфологии. В самом деле, дальнейшая разработка этих материалов должна привести к разрешению целого ряда других проблем эволюционной теории: проблемы коадаптации, редукции органов, проблемы направленной эволюции, эксцессивного развития органов, проблемы вымирания и т. д.

Если таким образом понимать задачи феногенетики, то на нее падает выполнение весьма почетной и ответственной роли связующего звена между генетикой, механикой развития и эволюционной теорией.

В таком случае мы, несомненно, сможем на базе феногенетических исследований подойти вплотную к синтезу всех наук, изучающих глубочайшую проблему биологии — проблему развития во всей ее широте.

Институт зоологии и биологии.
Академия Наук УССР.
Киев.

J. J. SCHMALHAUSEN. DIE AUFGABEN DER MODERNEN PHÄNOGENETIK

ZUSAMMENFASSUNG

Die Aufgaben der phänogenetischen Analyse sind auf's engste mit den Aufgaben der Genetik und denjenigen der Entwicklungsmechanik verbunden. Indem die Phänogenetik ein ungeheures Feld für weitere Untersuchungen bietet, verspricht sie ein tatsächlich entscheidendes Material für die Theorie der individuellen Entwicklung der Organismen und die Physiologie der Vererbung zu liefern. Jedoch können den Aufgaben der Phänogenetik noch weitere Grenzen gesteckt werden. Man kann die Mutation und die entsprechend veränderte Ontogenese als Element der Phylogenese ansehen und von diesem Standpunkt aus die Genese der Mutationsveränderungen in der Ontogenese analysieren. In diesem Falle erwirbt auch die Analyse der embryonalen Abhängigkeiten und Zusammenhänge, die sowohl durch die Methode der vergleichenden Untersuchung (Vergleich der Mutation mit der Norm), wie auch durch die experimentelle Methode dargelegt werden, eine äusserst grosse Bedeutung.

Der Autor hat die Genese verschiedener Rassenmerkmale bei Hühnern studiert und es ist ihm gelungen ein äusserst frühes Erscheinen solcher Merkmale bei der Ontogenese festzustellen. So stellt sich die Federfüssigkeit der Hühner in Form von Konzentration des Mesenchyms am postaxialen Rande der Extremität früher heraus als überhaupt die Anlage der Federn erscheint. Die Polydaktylie stellt sich früher heraus als die Zehen der Extremität angelegt werden. Der Schopf auf dem Kopfe von Schopfhühnern deutet sich früher an, als die Federkeime erscheinen. Die Deformation des Schädeldeckels bei Schopfhühnern deutet sich durch äusserst frühe Hydrocephalie an. Verschiedene Formen des Kammes deuten sich ebenfalls früher als ihre Anlage selbst an. Ausserdem ist es gelungen bei allen diesen Fällen das Vorhandensein sehr komplizierter morphogenetischer Abhängigkeiten festzustellen. So steht die Federfüssigkeit in organischem Zusammenhange mit der Brachydaktylie (Benutzung eines Teiles des skeletogenen Materials der vierten Zehe zum Aufbau der Federkeime). Der Schopf und die Hydrocephalie stehen im Zusammenhang mit der Zurückgebliebenen Entwicklung des Schädeldeckels u. a. m. Solche Zusammenhänge können in anderen Fällen der Grund zu Veränderungen sein, die für den Organismus ungünstig sind und seine Lebensfähigkeit herabsetzen, oder sie können zu letalem Ausgang führen (Krüpperhühner, kurzschwänzige Mäuse).

Diese Untersuchungen zeigen, dass fast jede Veränderung der morphologischen Merkmale des Organismus, die den Charakter der Mutation trägt, wie elementar sie auch bei der genetischen Analyse scheinen mag, tatsächlich immer eine gewisse Veränderung im Verhältnis der Teile bedeutet, und je enger die letzteren in dem gegebenen Entwicklungsstadium mit einander verbunden sind, desto tiefer wird der gesamte Organismus von diesen Veränderungen betroffen. Da sich die morphogenetischen Zusammenhänge im allgemeinen in den frühen Entwicklungsstadien am engsten erweisen, so verursacht die gegebene erbliche Veränderung einen um so grösseren Veränderungskomplex in der Entwicklung, je früher sie sich äussert, und um so wahrscheinlicher ist der letale Effekt einer solchen Veränderung. In der Evolution erweisen sich die frühen Entwicklungsstadien als die beständigsten da die individuellen Abweichungen in diesen Stadien öfter letal verlaufen und durch die natürliche Zuchtwahl ausgeschieden werden.

Zieht man dies in Betracht, so kann die Frage nach dem Verhältnis zwischen Ontogenese und Phylogenese, und insbesondere das sog. biogenetische Gesetz, von einem neuen Standpunkt beleuchtet werden. Die Rekapitulationen der frühen Entwicklungsstadien werden im Grunde von dem Vorhandensein komplizierter embryonaler Zusammenhänge bestimmt, d. h. sie sind der Ausdruck der morphogenetischen Einheitlichkeit des sich entwickelnden Organismus.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

П. А. КОРЖУЕВ и С. Р. ХУДАЙБЕРДИЕВ

ОБ ОСОБЕННОСТЯХ ПЕРЕВАРИВАНИЯ БЕЛКОВ У КРОВОСОСУЩИХ И ХИЩНЫХ ПИЯВОК (*HIRUDO MEDICINALIS* и *HAEMOPIS SANGUISUGA*)

В работе рассматривается вопрос о протеолитических ферментах *Hirudo med.* и *Haemopis sang.* Вопреки существующему в литературе мнению о филогенетической дегенерации железистого аппарата кишечника и выпадении протеаз, показано наличие собственных протеаз у *Hirudo*, вырабатываемых стенкой желудка. Зоб — хранилище крови — протеаз не имеет, но его стенки вырабатывают вещество, тормозящее деятельность протеаз *Hirudo*.

Обнаружение этого вещества типа парализатора делает понятным длительное хранение крови в зобе пиявки, а также вскрывает источники разногласий предыдущих исследований.

Среди кровососущих животных пиявки (в частности медицинская, *Hirudo medicinalis*) привлекают внимание исследователей рядом интересных особенностей в обмене веществ, именно способностью переносить длительное время голод, а также и тем, что раз принятая пища (обычно количество крови, в несколько раз превышающее собственный вес тела) переваривается в течение нескольких месяцев. Этот факт представляет интерес еще и потому, что близкие формы пиявок, в частности *Haemopis*, являются хищниками и питаются не кровью, а цельными животными.

В ряде работ, посвященных пищеварению пиявок, высказывается предположение об отсутствии у кровососущих пиявок собственных протеолитических ферментов, в частности у *Hirudo*, причем переваривание пищи, по мнению авторов этих работ, происходит либо под влиянием ферментов пищи (крови), либо ферментов бактерии (Diwany Stirling u. Brito, Graetz u. Autrum). Особенно интересны работы двух последних. Эти авторы отмечают, что у *H. medicinalis* им не удалось обнаружить собственных протеолитических ферментов, что, по их мнению, является причиной медленного переваривания, протекающего под влиянием ферментов пищи (крови). Что же касается *Haemopis sanguisuga*, то у последней отсутствует, по мнению Graetz и Autrum, лишь протеиназа, действующая на нативный белок, причем, по их мнению, начало переваривания здесь кладут бактерии пищи. Авто-

ры высказывают предположение, что предки *Hirudo*, в связи с новым типом питания, потеряли свои собственные пищеварительные протеолитические ферменты, очевидно, в результате филогенетической дегенерации железистого аппарата кишечника. Однако при таком объяснении этих процессов возникает ряд вопросов: непонятно, почему у *Haemopis* — хищной формы — отсутствует лишь одна протеиназа, тогда как сохранились поли- и дипептидазы. Далее, у *Hirudo* весьма четко выражены в морфологическом отношении различные отделы кишечника, и было бы непонятно, если бы при этом не было функциональных различий этих отделов. Ведь известно, что *Haemopis* — филогенетически более молодая форма — в связи с изменением типа питания значительно изменила и морфологию кишечника (атрофия слепых парных мешков, за исключением слабо развитой последней пары).

Таким образом, поставленный вопрос представляет собой часть сложной проблемы выпадения тех или иных функций организма в зависимости от типа питания. Ввиду биологического значения этого вопроса и спорности имеющихся в литературе ответов проф. Х. С. Коштоянцем нам было предложено провести сравнительное исследование пищеварительных протеолитических ферментов как кровососущих, так и хищных пиявок.

Методика

Поскольку наши исследования в исходной части носили характер проверки данных Graetz и Autrum, то в своих опытах мы пользовались теми же методами, что и названные авторы, как для получения экстрактов ферментов, так и для определения их активности. Отличие нашей методики заключалось, однако, в том, что для экстрагирования мы брали не только кишечную трубку целиком, но и отдельно различные участки кишечника, а именно: «зоб» — хранилище крови, желудок и заднюю кишку. Но это деление не совпадает с данными морфологов. Так, Herter считает средней кишкой, или желудком, тот участок кишки, который мы называем «зобом»; задней кишкой он считает участок, который мы разделили на два отдела: верхний отдел — «желудок» и нижний — задняя кишка. Как будет показано в экспериментальной части, такое деление обосновывается результатами опытов по перевариванию. Кроме того, срок экстрагирования был удлинен до 5 суток, вместо 24 часов, как это было в опытах указанных авторов. При определении переваривающей силы экстрактов для опыта брались 0,2 см³ экстракта, в отличие от Graetz и Autrum, которые брали 0.1 см³ экстракта. Субстратом служил 3% раствор казеина. Титрование производилось при помощи спиртового раствора *n*/100 КОН. pH опытов был равен 8.0. Опыты велись при температуре 40° с экстрактами *H. medicinalis* и *H. sanguisuga*.

Результаты опытов

Экстракты зоба и задней кишки *H. medicinalis* при испытании их на наличие протеаз дали отрицательный результат, а в экстракте желудка были обнаружены протеазы. Ниже показаны результаты нарастания кислотности под влиянием экстракта желудка (1 : 5).

Длительность опыта в часах	24	48	72
Расщепление в см³ *n*/100 KOH	1.42	2.03	2.49

Эти данные говорят о наличии собственной протеазы в желудке *Hirudo*, при отсутствии ее в двух других отделах кишечника.

Положительный результат в отношении протеаз был получен также с экстрактом желудка, когда в качестве субстрата был взят клупеинсульфат.

Вместе с тем, когда мы попытались в точности воспроизвести опыты Graetz и Autrum, мы, так же как и они, получили отрицательный результат или очень незначительное нарастание кислотности:

Длительность опыта в часах	24	48	72
Расщепление в см³ *n*/100 KOH	0.11	0.17	0.27

Аналогичные опыты были поставлены также с различными участками кишечника *H. sanguisuga*. И здесь протеаза обнаружена нами лишь в экстракте желудка; передняя же и задняя кишки дали отрицательный результат:

Длительность опыта в часах	24	48	72
Расщепление в см³ *n*/100 KOH	1.24	1.80	2.15

И в отношении *Haemopis* опыты, поставленные в условиях экспериментов Graetz и Autrum, дали такой же результат отсутствия расщепления нативного белка или очень незначительное его расщепление. Что касается поли- и дипептидаз, то они, как и в опытах названных авторов, обнаружены также и нами.

Все это, в частности сопоставление данных, полученных на целом кишечнике (почти полное отсутствие протеаз) и на отдельных участках его (наличие протеаз в желудке), привело нас к вопросу о том, не существует ли в некоторых участках кишечника исследованных нами пьявок каких-то веществ, оказывающих тормозящее влияние на действие протеаз. Уже первые опыты, поставленные нами с прибавлением к экстракту желудка (явно содержащему протеазы) экстракта из тканей зоба, дали ярко выраженный эффект торможения действия протеаз. В дальнейшем удалось показать, что к этому процессу торможения действия протеаз имеют прямое отношение «известковые тела», которые значительно развиты в кишечнике («зобе») *Hirudo*. Функция известковых тел, изучения главным образом у до-

ждевого червя, еще не ясна; что же касается отношения их к пищеварению, то нам об этом мало известно. С целью изучения роли известковых тел в процессе торможения действия протеаз у большого числа (25 шт.) *Hirudo* были собраны нами эти образования и из них приготовлен глицериновый экстракт.

Затем в опытах полученный экстракт прибавлялся к желудочному экстракту. Оказалось, что экстракты из этих образований оказывают определенно тормозящее влияние на деятельность протеазы как *Hirudo*, так и *Haemopis*. Ниже приведены результаты опытов с *Hirudo*: 0.2 см³ экстракта желудка + 0.8 см³ буфера + 2.0 см³ 3% казеина + + 0.2 см³ экстракта этих образований (без стенки зоба).

Длительность опыта в часах	24	48	72
Расщепление в см³ *n*/100 KOH без прибавления экстракта «известкового тела»	0.62	1.02	1.47
Расщепление в см³ *n*/100 KOH с прибавлением экстракта «известкового тела»	0.10	0.28	0.34

То же мы имеем и в случае желудочного экстракта *Haemopis* с прибавлением к нему 0.2 см³ экстракта известкового тела *Haemopis* (вместе со стенками зоба).

Длительность опыта в часах	24	48	72
Расщепление в см³ *n*/100 KOH без прибавления экстракта «известкового тела»	1.04	1.65	2.02
Расщепление в см³ *n*/100 KOH с прибавлением экстракта «известкового тела»	0.27	0.68	1.10

При перекрестном действии известковых тел *Hirudo* на желудочный экстракт *Haemopis*, и наоборот, также имеет место тормозящее действие этих образований на деятельность протеаз.

При выяснении вопроса о том, насколько универсален тормозной эффект этих образований на деятельность пищеварительных ферментов других животных, оказалось, что пищеварительные ферменты (трипсин) позвоночных животных не подвергаются торможению при прибавлении экстракта из этих образований. Ни протеазы щуки, ни протеазы свиньи не дали никакого уменьшения в нарастании кислотности при прибавлении этого экстракта.

Результаты сведены в таблице на стр. 911.

Обсуждение результатов

На основании полученных нами данных мы приходим к выводам, противоположным выводам Graetz и Autrum. Нами установлено наличие собственных протеаз у *Hirudo* и *Haemopis*. Поэтому соображения Graetz и Autrum о том, что пищеварительный протеолиз кровососущей пиявки протекает под влиянием ферментов чужой крови, воспринятой в виде пищи, отпадают. Поскольку имеются собствен-

Расщепление в см³ *n*/100 KOH

Длительность опыта в часах	Экстракт желудка *Hirudo*	Экстракт желудка *Hirudo* + экстракт зоба	Экстракт желудка *Haemopis*	желудок *Haemopis* + «известковое тело» *Hirudo*	Поджелудочная железа щуки	Поджелуд. железа щуки + + «известк. тело» *Hirudo*	Поджелудочн. железа щуки + + зоб *Haemopis*	Поджелудочная железа свиньи	Поджелуд. железа свиньи + + «известк. тело» *Hirudo*	Поджелуд. железа свиньи + + зоб *Haemopis*
24	0.62	0.22	1.24	0.40	2 20	2.09	2.15	3.05	3.05	3.05
48	1.02	0.62	1.80	0.68	2.34	2.40	2.48	3.73	3.84	3.73
72	1.47	0.90	2.15	0.79	2.45	2.61	2.62	3.96	4.0	3.96

ные протеазы, они и начинают процесс расщепления белков. С другой стороны, наличие образований в зобе, оказывающих тормозящее влияние на деятельность ферментов *Hirudo* (по типу парализатора), делает понятным медленное течение переваривания крови у *Hirudo*.

В свете этих данных становится понятными и отрицательные результаты, полученные Graetz и Autrum, поскольку они брали для своих опытов цельный кишечник, чем, во-первых, уменьшалась концентрация фермента и, во-вторых, привносились в экстракт также «известковые тела» зоба, которые оказывают тормозящее действие на протеолиз.

Отсюда следует, что и выводы авторов о филогенетическом выпадении собственных пищеварительных протеаз вследствие питания кровью являются неточными. Наоборот, наш опытный материал подтверждает правильность теоретического предположения проф. Х. С. Коштоянца о возникновении, в эволюции кровососущих форм, новых особых веществ, способствующих ходу пищеварения этих форм, именно возникновения парализатора в зобе — хранилище крови. Благодаря последнему имеется возможность длительного хранения в зобе пищи, богатой белками.

Именно это лежит в основе естественного процесса длительного (до 6—7 месяцев) хранения пищи в зобе и медленного расщепления за счет собственных протеолитических ферментов, наличие которых нами установлено.

Тот факт, что пищеварительные протеолитические ферменты позвоночных не подвержены влиянию «парализаторов», еще не исключает того, что протеазы крови этих животных также не тормозятся этим парализатором. Это и является предметом ближайшего изучения для полноты биологической картины описываемых явлений.

Сектор эволюционной физиологии
Института эволюционной морфологии
им. акад. А. Н. Северцова.
Академия Наук СССР.

Поступило
4. III. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Graetz E. u. Autrum H., Die Fermente der Eiweissverdauung bei Hirudo und Haemopis, Zeitschr. vergl. Physiol., 22 Band, 3 Heft, 273—283, 1935.
[2] Herter K., Hirudinea, Die Tierwelt d. Nord- u. Ostsee, Teil VI, 45—106, 1935.

P. A. KORŽUYEW und S. R. HUDAJBERDIEV. ÜBER DIE EIGENTÜMLICHKEITEN DER EIWEISSVERDAUUNG BEI BLUTSAUGENDEN UND RÄUBERISCHEN EGELN *HIRUDO MEDICINALIS* und *H. SANGUISUGA*

ZUSAMMENFASSUNG

1. Hirudo u. Haemopis haben ihre eigenen Protheasen, die in dem mittleren Teil des Darms ausgearbeitet werden.

2. «Kalkhaltige» Bildungen üben einen hemmenden Einfluss aufdie Tätigkeit der eigenen Protheasen aus. Die Anwesenheit des «Paralysators» der Protheasen stellt eine biologische Eigentümlichkeit des Typus der Ernährung der blutsaugenden Blutegel dar, die ein dauerndes Aufbewahren und eine langsame Verdauung der Nahrung in der Form des Blutes im Kropfe sicherstellen.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

J. SCHAXEL

DIE ONTOGENETISCHE DETERMINATION IN IHREN BEZIEHUNGEN ZUR GENETIK UND PHYLOGENIE

Nach einem Rückblick auf die Geschichte des Problems wird an der Hand einer Anzahl neuer Experimentalergebnisse die Perspektive der notwendiger Zusammenarbeit von Entwicklungsmechanik, Genetik und Phylogenese gezeigt.

1. Geschichtliche Vorbemerkungen

Das Problem der ontogenetischen Determination kann nur im Lichte seiner eigenen Geschichte verstanden und gelöst werden. Ohne die Kenntnis des Weges, auf dem die Fragestellungen zustande gekommen sind, besteht die Gefahr, dass der Theoretiker sich in gegenstandslose Probleme verliert und der Experimentator Fragen an die Natur stellt, die der Natur der Sache nach unbeantwortbar sind.

In der aristotelischen Philosophie ist die Frage nach der Entstehung des Organismus nur ein Teilfall des allgemeinen Problems von Möglichkeit und Wirklichkeit. Bei der Zeugung gewinnt der Stoff die Form, deren gestaltendes Prinzip bereits bei den Eltern tätig gewesen ist. Die Entelechie wirkt durch die Folge der Generationen.

In den praeformistischen Theorien der Neuzeit ist die Zeugung lediglich Gelegenheit zur Entfaltung des Vorhandenen. Eine Bildung von etwas Neuem gibt es nicht angesichts der Gleichzeitigkeit aller auf einmal erschaffenen Organismen derselben Art.

Die Geschlossenheit des Organismus muss erst aufgelöst werden, damit transformistische Vorstellungen eindringen können. Das geschieht bis zur Mitte des neunzehnten Jahrhunderts in rascher Folge.

Die Notwendigkeit, den Fossilien ihren Platz anzuweisen, lenkt die Blicke auf die Vergangenheit des Planeten. In der Geologie setzt sich das Prinzip der Aktualität und Kontinuität durch. Es lehrt, dass andauernde kleine Veränderungen in langer Zeit so gewaltige Geschehnisse wie die Umgestaltung der Erdoberfläche zustandebringen. Bei der Betrachtung der organischen Natur wird die sich ständig mehrende Fülle anatomischer und histologischer Kenntnisse mit der Embryologie in Verbin-

dung gebracht. Die Empiriker hören auf, im Sinne idealistischer Morphologie von der Einheit des Bauplans und von der Metamorphose nach innerem Gesetz zu sprechen. Sie beschäftigen sich mit dem Material der organischen Gebilde und seinen konkreten Veränderungen. In der Zellentheorie findet die Auflösung des Organismus in seine Teile, die faktische Zerlegung der Individualität, ihren stärksten Ausdruck. Die atomistische Theorie des Organismus erklärt den Körper aus dem Zusammenwirken der ihn aufbauenden Elemente. An die Stelle des individuellen, entelechial oder praeformistisch gedachten Ganzen ist die Summe der Teile getreten. Der Anatom Koellicker sagt: «Das Leben des Gesamtorganismus geht aus der Summe der Tätigkeiten der einzelnen Zellen hervor».

Nachdem die lebendigen Erscheinungen ihre Unantastbarkeit und Besonderheit gegenüber den übrigen Naturerscheinungen verloren haben, zeigt Darwin, dass die Lebewesen historische Produkte sind, und Haeckel verfolgt den natürlichen Zusammenhang der Geschichte des Lebens auf der Erde von den Wurzeln bis zu den Zweigenden des Stammbaums.

Sind die Organismen nichts anderes als die jeweiligen Zustände historischer Kumulationen, so bedürfen die Beziehungen zwischen Aszendenten und Deszendenten der näheren Untersuchung. Der Transformismus braucht eine Erklärung für die Ähnlichkeiten der voneinander abstammenden Lebewesen. Was vorher selbstverständlich war, die Übereinstimmung der Generationen, ist jetzt ein Problem. Experimentell wird es 1883 durch die Entwicklungsmechanik oder kausale Morphologie W. Roux' in Angriff genommen.

Roux's Programm gründet sich auf die vom Darwinismus ausgesprochene Zerfällung des Organismus in das Aggregat seiner Eigenschaften. Der Transformismus hat die organische Form beweglich und wandelbar gemacht. Die Phylogenie betrachtet jeden Formzustand als Folge vergangener Ereignisse. Die Mechanik der Entwicklung ist daher keine unmittelbare Physik und Chemie des Lebens, sondern sie verlegt das ihr zum Lebensrätsel gewordene Gestaltungsproblem in den Determinationskomplex, der nicht unmittelbar, sondern nur in seinen Wirkungsweisen erkennbar ist und über seine Aktualität hinaus in seine Geschichte verweist. Es wird nicht mehr wie in der Phylogenie die schlichte Angabe, dass Gegenwärtiges durch Vergangenes bedingt sei, als zureichende Erklärung angesehen, aber das Leben auch nicht in eine Reihe chemisch-physikalischer Gleichungen aufgelöst. Die Einführung des Begriffs der Determination und besonders der Determinationsstruktur, der aussagt, dass das in der Gestaltung begriffene organische System die Bestimmung seiner Art in sich trägt, bedingt für alles Einzelne eine in die Geschichte qualitativer Verschiedenheiten übergehende Forschung.

Der Determinationskomplex wird gedacht als Determinationsstruktur

des Keimplasmus, die die Gestaltungspotenz stofflich in der Praeformation der Keimsubstanzen repräsentiert. Die Determination als der spezifizierende Akt im Gestaltungsgeschehen soll so vor sich gehen, dass bei dem Aufbau des Organismus aus der Keimzelle oder bei Regulationsleistungen die Determinanten aktiviert werden. Die grundlegende Spezifizierung erledigt sich in der Weise, dass die Zellteilungen differentiell verlaufen. Es entstehen Zellen und Zellengruppen, die räumlich und nach ihren weiteren Bildungsmöglichkeiten die Teile des Organismus darstellen und nur zu diesen Gebilden, zu ihnen aber vollständig und bis auf Auslösungen von einander unabhängig, befähigt sind. Die einzelnen Anlagen entwickeln sich durch Selbstdifferenzierung. Die Entwicklung endet formal mit der vollzogenen Verteilung aller Anlagen.

Die Determination ist die Leistung einer Maschine, d. h. eines Systems im Raume geordneter Kräfte. Sie bedingt einen Entwicklungsverlauf, in dem alles Einzelne von Anfang an festgelegt ist und der zu einem in allen Zuständen vorbestimmten Ende kommt.

Roux' Entwicklungsmechanik steht auf dem Boden des mechanischen Materialismus. Im naturwissenschaftlichen Materialismus liegt ihre Stärke, die die experimentelle Morphologie zur Ermittelung eines reichen Tatsachenschatzes befähigt hat, in der mechanistischen Beschränkung ihre methodologische Schwäche, die der Tatsachenfülle bald nicht mehr gerecht werden kann.

Erhielt Roux in seinem ersten Experiment bei Ausschaltung einer im Keimverband verbleibenden, aber an der Entwicklung nicht beteiligten Zelle des Frosches ein Halbgebilde und folgert daraus seine mechanistische Maschinentheorie, so kommt H. Driesch bei der Wiederholung des Versuches mit Seeigeleiern unter anderen Bedingungen zu einem ganz anderen Ergebnis und gegenteiligen Folgerungen. Er nimmt bei jüngsten Seeigelkeimen einzelne Zellen völlig aus dem Keimverband heraus und überlässt die isolierten Zellen einzeln ihrer selbständigen Entwicklung. Die Keimteile ergaben unter damals nicht näher geprüften Umständen nicht, wie nach Roux zu erwarten, Teilgebilde, sondern Ganzgebilde aus Teilmasse, also kleine, anscheinend ganze Seeigellarven. Der Theorie Roux', die eine von Anfang an bis zum Ende durch den Determinationskomplex maschinell vorbestimmte Entwicklung annimmt, widersprachen solche «Regulationen».

Driesch baut eine Lehre aus, die zu der materialistischen Determinationsmechanik in schroffem Gegensatz steht. Er lehnt die praedeterminierte, durch stoffliche Teile geleitete Entwicklung ab zugunsten des Zieles, zu dem die regulativen Vorgänge im Hinblick auf das Endgebilde drängen sollen.

Nach Driesch ist der Organismus zwar aus vielen Einzelheiten zusammengesetzt und vieles Einzelne geschieht in ihm; aber neben das einzelne Zusammensetzende, ja über die Zusammengesetztheit des

Organismus tritt ein einheitliches Prinzip, das elementar ist und keine Zerlegung in Einzelheiten zulässt. Die Formbildung geschieht nicht nur durch analysierbare physikalische und chemische Faktoren, sondern zu ihnen tritt die nicht zerlegbare Zweckbetätigung des zielstrebigen Faktors, die Entelechie. Ausser dem Wirken in der räumlichen Natur wirkt noch etwas in bezug auf sie «unräumlich in den Raum hinein». Als Leistung einer Maschine lässt sich die Formbildung nicht erklären, weil das Getriebe einer Maschine nur von Anfang an festgelegte Geschehnisse hervorbringt, die Entelechie aber in Rücksicht auf das Ziel sich das unbelebte Geschehen in lenkender Weise dienstbar macht.

Der Widerspruch gegen den starren und engen Atomismus-Mechanismus der Entwicklungsmechanik führt Driesch auf Grund eines keineswegs erschöpfend überprüften empirischen Materials zu einem System des Vitalismus, des Idealismus und schliesslich des Mystizismus. Der feste Boden des Materialismus ist verloren gegangen. Die Spekulation ergeht sich in subjektiven Betrachtungen weit ab von den objektiven Tatsachen. Driesch selbst sagt deutlich genug, dass das Wirken der autonomen Entelechie etwas «Unvorstellbares» ist.

Das Determinationsproblem ist zur methodologischen Krisis gelangt. Die Forscher vermögen den wachsenden Tatsachenreichtum theoretisch nicht mehr zu bewältigen. Teils ziehen sie es vor, «den letzten Fragen» agnostizistisch aus dem Wege zu gehen, teils legt sich die grosse Mehrzahl von ihnen für den Sonderfall ihrer Befunde eklektizistisch eine «Theorie» (und Terminologie!) zurecht die um ihre Herkunft und Konsequenz unbesorgt bleibt. Man gibt sich mit vielen Scheinproblemen ab und der Baum der Erkenntnis treibt nicht wenig taube Blüten ([6]).

2. Einige Tatsachen

Die ontogenetische Determination besteht in der Gesamtheit derjenigen Faktoren, welche die Art des ontogenetischen Geschehens und seiner Produkte bestimmen. Die Art in diesem weitesten Sinne betrifft ausser den besonderen physikalischen und chemischen Eigenschaften noch den Ort, die Zeit, die Quantität, Intensität und Richtung des Bildungsgeschehens.

Zur Erläuterung seien einige Beispiele der Determination aus der Entwicklung der vielzelligen Tiere angeführt.

a. Eikonstitution und Furchung

Der erste Entwicklungsabschnitt der gewebebildenden Tiere ist die Furchung. Sie besteht in der Aufteilung des Eies. An die Stelle des typisch konstituierten Eies tritt durch eine Anzahl von Zellteilungen das typisch geordnete Zellenaggregat. Im Experiment lässt sich zeigen, dass die Veränderung der Eikonstitution eine Veränderung des Furchungsmodus und seines Ergebnisses zur Folge hat.

Das Ei der Annelide *Aricia* hat typischerweise eine asymmetrisch-exzentrische Konstitution (Abb. 1 und 2). Lässt man die Ausreifungsvorgänge bei niederer Temperatur vor sich gehen, so kommt statt der in der Richtung dreier Achsen bestehenden Exzentrizität nur eine Exzentrizität in der Richtung einer Achse zustande. Durch hohe Temperatur wird die Exzentrizität in allen Richtungen über das typische Mass hinausgetrieben. Der Exzentrizitätsausgleich zieht adäquale Teilungen nach sich, die so verlaufen, dass der Furchung die Merkmale des Spiralmodus fehlen und eine dem Radiärmodus ähnliche Furchung auftritt. Die Eier mit übermässig exzentrischer Substanzanordnung furchen sich stark inäqual. Ihre späteren Stadien erinnern dadurch, dass eine überwiegend grosse Dottermasse an der Furchung keinen Anteil nimmt, an den diskoidalen Furchungsmodus meroblastischer Eier.

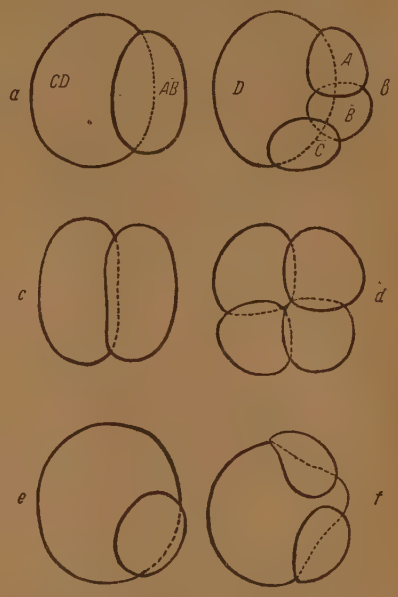


Abb. 1. Furchung der Annelide *Aricia*; a) Typische 2-Teilung; b) Typische 4-Teilung; c) Atypische adäquale 2-Teilung; d) Atypische adäquale 4-Teilung; e) Atypische inäquale 2-Teilung; f) Atypische inäquale Weiterteilung

Die Konstitution jeder Blastomere und damit ihre Determination für das folgende Geschehen ist bedingt durch den vom Ei her übernommenen Stoffbestand und sein Lageverhältnis einerseits und die durch die bereits abgelaufene Furchung bewirkten Veränderungen anderseits.

Jede Änderung der Konstitution des Eies zieht eine Änderung des Furchungsmodus nach sich. Die Furchung ist Aufteilung des Eies nach Massgabe seiner Konstitution. Andere als die in der Konstitution des Eies und der Blastomeren gegebenen Determinationsfaktoren gelangen nicht zur Wirkung, so das jede induzierte Konstitutionsänderung eine Determinationsänderung bedeutet. Nachträgliche Regulationen im Sinne des Typus gibt es nicht (7).

b. Ganzgebilde aus Teilmasse

Es gibt Arten, deren Furchungsmodus die Eikonstitution in den ersten Blastomerenfolgen erhält (z. B. der Radiärmodus bei totaler äqualer Furchung vieler Echiniden und Asteriden), und solche, bei denen die Blastomerenkonstitution sich schon nach der ersten immer

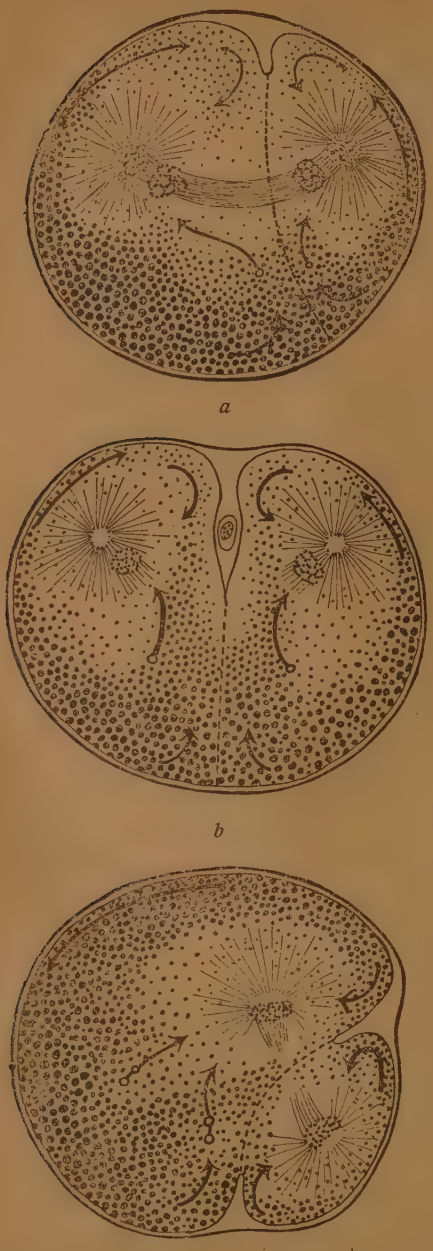


Abb. 2. Bewegungen des Zellinhalts (Cytoplasma mit Dotter): a) bei der typischen, b) atypischen adäqualen, c) atypischen inäqualen 2-Teilung

inäqualen Furchungsteilung von der Eikonstitution unterscheidet (z. B. der Spiralmodus der meisten Gastropoden und Anelliden). Isolierte Blastomeren der zweiten Gruppe entwickeln sich, wenn überhaupt, zu irgendwelchen Atypien aus Teilmasse. Anders liegen die Dinge bei der ersten Gruppe. Bei Arten, deren Blastomeren die äussere Form und die Anordnung des Inhaltes nach der Isolation so bewahren, wie sie im Zellverband bestanden haben, entwickeln sich die isolierten Blastomeren zu Teilgebilden aus Teilmasse (z. B. bei den Ctenophoren).

Weitreichende Folgerungen zogen, freilich ohne hinreichende Aufklärung des Tatsachenbestandes, die antimechanistischen Vitalisten (siehe oben Driesch!) aus dem Verhalten der Blastomeren von Echinodermen, die nach der Isolation nicht die Blastomerenform behalten, sondern die Form des Eies, dessen Stoffbestand in ihnen eiproportional enthalten ist, wieder annehmen. Den ersten Experimentatoren entging völlig, dass die Dinge so liegen: Furchungsmodi kugliger Eier, deren Blastomeren die Eikonstitution behalten und sich nach der Isolation aus der Kugelsektorform (Halb-, Viertel-, Achtel- usw. Kugelinhalte) wieder zu Kugeln ausrunden, erlauben die Zerlegung des Volleies in kleine Eier von typischer Konstitution. Ihre Furchungsprodukte sind Ganzgebilde aus Teilmasse.

Für den Fall des Asteriden *Asterias glacialis* möchte ich die Tatsachen in kurzer Übersicht

unter Weglassung vieler Einzelheiten angeben (Abb. 3), weil ein solches Beispiel des «Determinismus» der Ontogenesis die ontogenetische Determination treffend kennzeichnet.

Die isolierten Blastomeren des 2-Stadiums bilden zwei typisch proportionierte Ganzgebilde von je $^1/_2$ Eimasse.

Die isolierten Blastomeren des 4-Stadiums bilden 4 typisch proportionierte Ganzgebilde aus je $^1/_4$ Eimasse.

Die 4 isolierten Apikalzellen (animaler Pol) des 8-Stadiums werden als Blastulae stationär. Sie gastrulieren nicht. Die 4 isolierten Analzellen (vegetativer Pol) bilden typisch proportionierte Ganzgebilde von etwas mehr als je $^1/_8$ Eimasse.

Die 8 isolierten Apikalzellen des 16-Stadiums bilden stationäre, nicht gastrulierende Blastulae. Die 8 isolierten Analzellen bilden 8 typisch proportionierte Ganzgebilde von etwas mehr als je $^1/_{16}$ Eimasse.

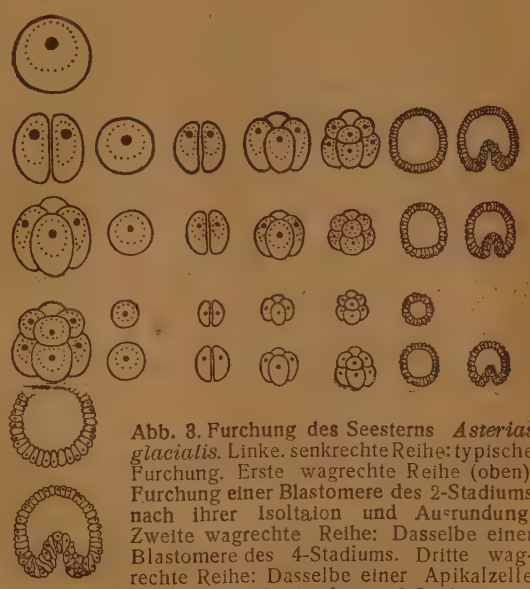


Abb. 3. Furchung des Seesterns *Asterias glacialis*. Linke, senkrechte Reihe: typische Furchung. Erste wagrechte Reihe (oben); Furchung einer Blastomere des 2-Stadiums nach ihrer Isoltaion und Ausrundung. Zweite wagrechte Reihe: Dasselbe einer Blastomere des 4-Stadiums. Dritte wagrechte Reihe: Dasselbe einer Apikalzelle und einer Analzelle des 8-Stadiums.

Die 8 Apikalzellen, 8 Subapikalzellen, 8 Subanalzellen des 32-Stadiums bilden isolierte stationäre, nicht gastrulierende Blastulae. Die 8 isolierten Analzellen bilden 8 typischproportionierte Ganzgebilde von etwas mehr als je $^1/_{32}$ Eimasse.

Die isolierten Blastomeren der Apikal- und der Äquatorialregion des 64. und der mehrzelligen Stadien der Furchung (Ende der Furchung: Blastula aus mehr als 500 Zellen in typischer Grössenordnung) bilden Morula- und Blastula-ähnliche stationäre Gebilde. Die isolierten Blastomeren der Analregion gelangen zu Gastrula-ähnlichen, stationär werdenden Gebilden.

Entsprechende genaue Feststellungen sind gemacht für die Bildungen aus isolierten Gruppen von Blastomeren, aus isolierten Blastodermstükken der Blastula und aus isolierten Blastodermstücken der jungen Gastrula. Es kommen in strenger Abhängigkeit vom Ausgangszustand typisch proportionierte Ganzgebilde, unproportionierte Ganzgebilde, stationäre Stadien und völlige Atypien zustande.

Entsprechend der von der Eikonstitution und Furchung gegebenen Darstellung verläuft während der Furchung jede Teilung gemäss der vom Ei übernommenen Stoffanordnung. In dieser Hinsicht verhalten sich alle Blastomeren wie das Ei und mithin unter sich gleich (primärer Faktorenkomplex). Indem aber zugleich durch die Nachbarschaftswirkungen der Zellen die Gestalt und damit die Inhaltsanordnung der Blastomeren geändert wird, erhält jede Blastomere eine von ihrem Lageverhältnis im Keimganzen abhängige Besonderheit aufgeprägt die ihre Teilung mitbestimmt (sekundärer Faktorenkomplex).

Die Isolation einer Blastomere besteht in ihrer Entfernung aus dem Zellverbande des Keimes. Für die isolierte Blastomere fallen die ihre Sondereigenschaften als Teilgebilde bedingenden Nachbarschaftswirkungen weg. Es wird der sekundäre Faktorenkomplex durch die Isolation aufgehoben und der primäre bleibt allein wirksam. Es verhalten sich also die isolierten Blastomeren unter sich gleich und wie das Ei, d. h. sie leiten dieselben Bildungen ein wie das Ei. Zu Ganzbildungen sind isolierte Blastomeren nur dann befähigt, wenn sie zur Zeit der Isolation durch den sekundären Faktorenkomplex in ihrer Konstitution noch keine dauerhaften Veränderungen empfangen haben. Es darf ihnen von der Eiproportionalität noch nichts durch die vorausgegangenen Teilungen genommen worden sein und die ihnen bis zur Isolation aufgeprägte Sondergestalt muss ausgeglichen werden.

Nur unter diesen Umständen sind Ganzbildungen aus isolierten Keimteilen möglich. Im speziellen Fall lassen sich die Grenzen bestimmen, innerhalb deren Ganzbildung aus Teilmasse stattfinden muss und über die hinaus sie nicht stattfinden kann.

Von *Asterias* wissen wir, dass die Ausgangsdetermination der Furchung in der symmetrisch-exzentrischen Eikonstitution gegeben ist und dass nur von ihr aus in sukzessiven Akten die zu den typischen Endbildungen führenden Determinationen resultieren. Während der typischen Furchung finden wir in den Blastomeren des 2., 4— und in den Analzellen des 8-, 16- und 32-Stadiums den eiproportionalen Substanzbestand. Das Isolationsexperiment lehrt, dass allein diese Blastomeren zu Ganzbildungen fähig sind. Sie leiten ihre selbständige Entwicklung mit der Ausrundung der besonderen Kugelsektorgestalt zu der Kugelgestalt ein. Diese Umformung wird durch den einfachen physikalischen Faktor bewirkt, der das ganze Ei im Meerwasser wie jeder mit dem Medium nicht mischbare Flüssigkeitstropfen Kugelgestalt annehmen lässt. Durch die Ausrundung erhält der in den genannten Blastomeren vorhandene eiproportionale Substanzbestand die eiproportionale Anordnung. Diese (holoplastischen) Blastomeren sind typische Eier in verkleinertem Massstab und verhalten sich weiterhin durchaus typisch. Infolge der inäqualen 4-,8-Teilung der typischen *Asterias*-Entwicklung fehlt den Apikalzellen des 8-Stadiums der eiproportionale Sub-

stanz bestand. Ihr Kernbezirk nimmt eine zentrale Lage ein und es fehlt ihnen an exzentrisch gelegenem Plasma. Auch sie runden sich nach der Isolation zu Kugeln aus, vermögen aber dadurch keine eiproportionale Substanzanordnung zu gewinnen, ihre atypische Konstitution bedingt ihre atypische Entwicklung. Die von ihnen gebildete Blastula lässt die für die typische Blastula wesentliche Grössenordnung der Zellen vermissen. Ihrem überall gleichartigen Blastoderm fehlen insbesondere die zylindrischen Zellen der Analregion, deren radiale Sonderungen die Gastrulation einleiten. Mangels des determinierten Vorstadiums unterbleiben die Gastrulation und damit alle weiteren Bildungen, für die das Stadium der Gastrula die Voraussetzung ist. Der Keim ist auf dem Stadium der Blastula stationär geworden. Die Entwicklung folgt der jeweiligen, in der Konstitution des sich Entwickelnden bestehenden Determination, und die Bildungen werden eingestellt, wenn eine weitere Determination nicht vorliegt. Das für die isolierten Apikalzellen des 8- Stadiums und ihre Derivate Dargelegte gilt auch für die selbständige Entwicklung der isolierten Apikalzellen des 16-, der isolierten Apikal-, Subapikal- und Subanalzellen des 32- Stadiums und für alle Zellen späterer Stadien. Die im Keimverbande erfolgte Aufteilung des Eies hat sie des eiproportionalen Substanzbestandes beraubt, der unerlässliche Voraussetzung des typisch proportionierten Ganzwerdens ist. Aus jeder isolierten Blastomere wird das, was in ihrer Konstitution determiniert ist. Typisches wird nur bei typischem Ausgang auf typischem Wege gebildet. Regulationen atypischer Zustände im Sinne einer Richtunggebung auf ein typisches Ende hin gibt es nicht (8).

c. Organisatoren und Induktoren

Die Entwicklung der Amphibien, an der Roux die ersten Determinationsexperimente (Anuren, Frosch) unternahm, ist seit 1918 durch H. Spemann und seine Schüler zum Gegenstand neuer origineller Experimente (Urodelen) gemacht worden, die mindestens auf Strecken das Problem der ontogenetischen Determination seiner Lösung näher bringen.

In der Urodelenentwicklung zieht ein in seiner Entwicklung festgelegter, also bereits «determinierter» Keimteil, der «Organisator», seine natürliche oder, nach experimenteller Verpflanzung, seine fremde Umgebung in seinen Entwicklungsverlauf hinein. Er «induziert» gemäss seiner Determination seine Umgebung. Die Formbildung erweist sich als fortschreitendes Wirken von einander nachgeordneten, aber nicht prädeterminierten Organisatoren verschiedener Stufe, die nacheinander bis dahin indifferente Keimbezirke induzieren. Die Determination schreitet also im Laufe der Entwicklung fort. Spemann spricht bei aller ihm eigenen Zurückhaltung in theoretischer Hinsicht vom Entwicklungsverlauf als einer Kette ursächlich mit einander verknüpfter Induktionen. 1927 sagt er, es wäre möglich, dass in der Entwicklung «ein Keimteil,

während er seine Entwicklung verfolgt, zugleich den Anstoss zu gleichartiger oder andersartiger Entwicklung geben würde... Die besondere Art des Zusammenhangs wäre in allen einzelnen Fällen noch experimentell festzustellen; im Prinzip aber wäre die alte Streitfrage im Sinn einer streng epigenetischen Auffassung entschieden».

Bedeutsam ist die Feststellung, dass in der Phase der Bildung der Organanlagen sich die Determination in sukzessiven Akten vollzieht, gerade wie in der vorausgehenden Phase der Furchung. Freilich handelt es sich jetzt nicht mehr um reines Aufteilungsgeschehen, sondern um Vorgänge biochemischer Art. Es entsteht die Frage nach der Natur der Organisatoren und ihrer induzierenden Wirkung. Sie ist zweifellos stofflicher Art. E. Wehmeier erklärt 1935: «Alles spricht dafür, dass das induzierende Agens stofflicher Natur ist». J. Holtfreter zeigt gleichzeitig, dass nicht nur arteigene Keimteile, sondern die verschiedensten pflanzlichen und tierischen Substanzen als Induktoren wirksam sein können. Er findet keinen wesentlichen Unterschied in der Leistungsfähigkeit lebensfrischer, zerquetschter, zentrifugierter, getrockneter, gekochter, in Histolyse befindlicher Gewebe von Würmern, Mollusken, Arthropoden, Fischen, Reptilien, Vögeln, Säugern und Menschen.

Wenn sich nachweisen lässt, dass die organisierende Wirkung von chemisch definierbaren, möglichst auch quantitativ fassbaren Stoffen und Vorgängen ausgeht, so ist mit diesen «organbildenden Substanzen» die Determinationsforschung einen bedeutenden Schritt auf materialistischer Grundlage vorwärts gekommen. Wir wissen dann, dass bestimmte Stoffe und chemische Vorgänge, die in den ontogenetisch fortgeschritteneren Keimteilen vorkommen, eine bestimmende Wirkung auf jüngere Zustände in qualitativer und quantitativer Hinsicht ausüben. In der Phase der Organanlagenbildung ist ähnlich wie bei den Vorgängen im entwickelten Organismus eine Vermittelung durch chemische Einflüsse am Werk. Es werden an der einen Stelle Stoffe gebildet, die, an andere Stellen transportiert, dort spezifische Wirkungen in Gang bringen. Mit aller Vorsicht ist an hormonale Korrelationen zu denken und darauf die Forschung abzustellen. Zugleich ist hinter die Keimesentwicklung zurück bis zu den Keimzellen zu gehen, um die Wurzeln der ontogenetischen Determination in den stofflichen Trägern der Vererbung zu suchen.

Wie die Furchung in der Eikonstitution determiniert ist, so weist die Determination der Organanlagenbildung und die Differenzierung der Anlagen auf biochemische, in den stofflichen Trägern der Vererbung, den chromatischen Kernsubstanzen, wurzelnde Prozesse zurück. Beide Male leitet sich die ontogenetische Determination von der vorausgehenden Generation und der ferneren Aszendenz her. Das Zusammenwirken phänogenetischer und genetischer Forschung wird durch die Tatsachen selbst erzwungen ([3], [11], [12], [14]).

d. Determination der Regeneration

Die Determination als ein zeitlich in sukzessiven Akten verlaufender Prozess tritt ebenso wie bei der frühen Ontogenesis bei der Regeneration in Erscheinung.

Biologische Kriterien für den Determinationszustand der Regenerate liefern die Transplantationen verschiedener Regenerationsstadien bei Versuchen an Axolotl-Extremitäten. Ich greife einige Experimenta crucis aus umfangreichen Versuchsreihen heraus. Dabei wird von Knospen als den frühen, von Anlagen als den späteren Stadien gesprochen.

α) Nach Amputation in verschiedenen Querschnitten (Mitte Oberschenkel, Knie, Mitte Unterschenkel) werden in der einen Versuchsreihe die Regenerationsknospen vom Stumpfe getrennt und nach Exartikulation des Stumpfes in die Exartikulationsstelle implantiert. Unter Einbeziehung des Implantats erfolgt totale Regeneration, gleichviel welche Knospe implantiert worden war.

In der anderen Versuchsreihe werden unter sonst gleichen Verhältnissen die Regenerationsanlagen replantiert. Die implantierten Anlagen entfalten sich herkunftsgemäss. Es unterbleibt also eine totale Regeneration und entsteht vielmehr ein verkürztes Gebilde entsprechend der implantierten Anlage [irreparable «proximale Lücke» (Abb. 4)].

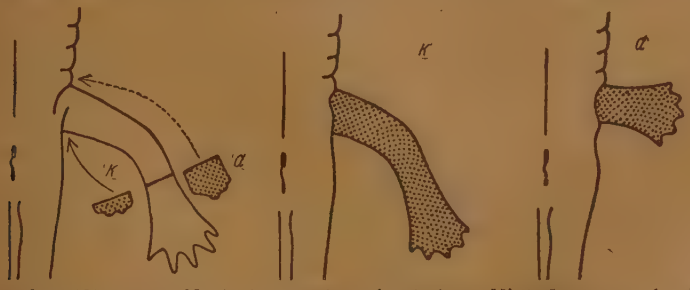


Abb. 4. Axolotl (Siredon). Nach Amputation des linken Hinterbeins in der Mitte des Unterschenkels wird an die Exartikulationsstelle die Regenerationsknospe (k) oder die Regenerationsanlage (a) implantiert (ventrale Ansicht).

β) Nach totaler Exstirpation der vorderen und hinteren linken Extremität werden in der einen Versuchsreihe die Regenerationsknospen, in der anderen die Regenerationsanlagen zwischen vorn und hinten durch Transplantation vertauscht.

Die Endgebilde der Knospentransplantate entsprechen dem Implantationsorte. Aus Hinterextremitätregenerationsblastem wird ein Vorderextremitätregenerat und umgekehrt. Die Knospentransplantate entwickeln sich nicht herkunfts-, sondern ortsgemäss.

Die Endgebilde der Anlagetransplantate entsprechen dem Entnahmeorte. Es wird also vorn eine Hinter- und hinten eine Vorderextremität gebildet. Die Anlagentransplantate entwickeln sich nicht orts-, sondern herkunftsgemäss (Abb. 5).

γ) Nach Amputation des Unterschenkels werden in der einen Versuchsreihe Regenerationsknospen, in der anderen Regenerationsanlagen auf verschiedene Körperstellen ausserhalb der Extremitätenregion ausgepflanzt. Aus den Knospen entwickeln sich formal unbestimmte, meist knollige oder lappige Gebilde, die histologisch keine ausdifferen-

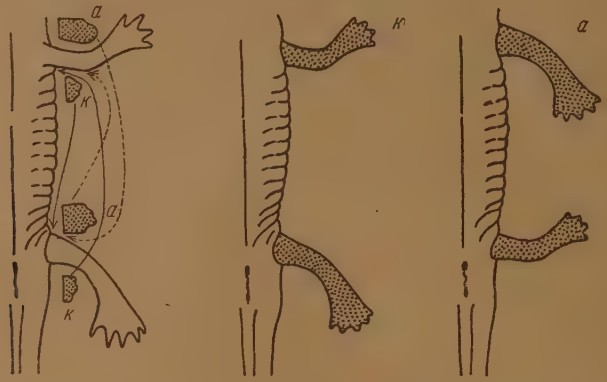


Abb. 5. Axolotl (Siredon). Nach Exartikulation der linken Extremitäten werden die Regenerationsknospen (k) oder die Regenerationsanlagen (a) vorn und hinten vertauscht (ventrale Ansicht)

zierten Gewebe aufweisen. Aus den Anlagen gehen mehr oder minder atypische Extremitäten hervor, die Skelett, Muskulatur, Gefässe, Bindegewebe, aber keine Nerven enthalten. Sie sind nicht innerviert und mit dem Mangel aktiver Bewegung fehlt ihnen die Wirkung der funktionalen Ausgestaltung. Bei der Transplantation von Regenerationsstadien sind nur die Anlagen determiniert (Abb. 6).

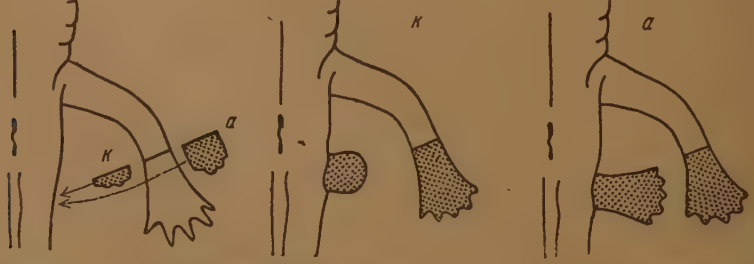


Abb. 6. Axolotl (Siredon). Nach Amputation werden die Regenerationsknospen (k) oder die Regenerationsanlagen (a) in die Gegend der Schwanzwurzel implantiert (ventrale Ansicht).

Aus den drei Versuchsgruppen geht folgendes hervor:

Bei der Regeneration geht die Determination so vor sich, dass in Abhängigkeit vom regenerierenden Restbestand ein indifferenter Ausgangs-

zustand in einen einsinnig bestimmten Endzustand übergeht. Die Knospen sind noch unbestimmte, vorbereitende Stadien, die äusserlich ungeformt sind, histologisch aus gleichartigem, indifferentem Material bestehen und sich in Abhängigkeit eines übergeordneten Zusammenhangs entwickeln. Die Anlagen gewinnen bereits äussere Form, ihr Material weist unterscheidbare Schichtungen auf und ihre weitere Entwicklung vollzieht sich selbständig als Entfaltung im engeren Sinn. Die Determination selbst liefert also wesentliche Unterscheidungsmerkmale der Regenerationsstadien, wobei es sich im Fluss des organischen Geschehens nicht um schroffe einmalige Grenzen, sondern um schrittweise Übergänge handelt (⁹).

e. Funktionale Ausgestaltung

Durch die Furchung und die Bildung der Organanlagen sind die Teile des Organismus in sich und gegen einander in eine bestimmte räumliche Zuordnung gebracht und dann durch die histogenetische Differenzierung in den Zustand versetzt worden, der ihnen als Organen die Ausübung ihrer Funktionen gestattet. Auf die zuerst allein vor sich gehenden Gestaltungen folgt der Betrieb des Gestalteten, mit dem noch weitere Gestaltungen einhergehen. Nachdem der Organismus aufgebaut ist, nach der Gestaltbildung, wird er in Betrieb gesetzt. Form und Funktion sind freilich weder zeitlich noch sachlich scharf getrennte organische Phasen, sondern nach der Zwischenperiode, in der die Formbildung und Betriebsaufnahme gleichzeitig wirksam sind, nimmt die vorherrschende funktionale Ausgestaltung, d. h. die Formbildung durch die Funktion, einen breiten Raum ein.

In der ersten, präfunktionalen Gestaltungsphase werden die Gewebe und Organe qualitativ, räumlich und zeitlich und in gewissem Masse auch quantitativ durch in ihnen selbst liegende Faktoren determiniert. Die mit den Erhaltungs- und Betriebsfunktionen einhergehenden Gestaltungen betreffen die quantitative, intensive und ihre Richtung bestimmende Ausbildung der bereits vorgebildeten Strukturen. Sie kann entweder dadurch geschehen, dass die noch produktionsfähigen Bilder zu weiteren Bildungen veranlasst oder von solchen abgehalten werden, also eine Vermehrung oder Verminderung der Produktionen stattfindet, oder die vorhandenen Strukturen selbst erleiden durch die Funktion Umbildungen. In der frühen Ontogenesis (Embryonalentwicklung, besonders Furchung, Organanlagenbildung, erste histogenetische Differenzierung der Organanlagen) wirkt die Determination der Keimzellen, also das Genom und die Eikonstitution, die beide von der Aszendenz übernommen sind. Bei den reparativen Leistungen der Regeneration tritt auf Grund des regenerierenden Restbestandes die Determination allmählich in Erscheinung. Immer reihen sich vorbereitende Stadien zur Veranlagung und zu deren Entfaltung aneinander.

Die funktionale Ausgestaltung spielt sich auf der Grundlage des Vorgebildeten ab, über dessen Grenzen sie nicht hinausgeht, innerhalb deren aber ihr weites Wirkungsfeld liegt. Zur Determinationsforschung gehört die Aufgabe, dieses Wirkungsfeld abzustecken. Da in der Funktionsphase das Einzelwesen von den äusseren Lebensbedingungen weitgehend beeinflusst wird, liegt hier das Hauptgebiet der Phänogenetik. Zugleich ist hier Gelegenheit gegeben, Zusammenwirken und Abgrenzung der Determinations- und Realisationsfaktoren zu untersuchen, eine Scheidung, die keineswegs schematisch vorgenommen werden kann, wenn man der zusammenhängenden Bewegung des natürlichen Geschehens gerecht werden will. Abgesehen von der unmittelbaren Untersuchung der funktionalen Ausgestaltung, wovon die Spongiosastruktur der Säugetierknochen bei typischer Bildung und der Reparation nach Brüchen, die Verzweigung der Blutgefässe (Roux, 1878), die Schwanzflosse des Delphins (Roux, 1883), die Skelettmuskeln (Roux, 1883) klassische Beispiele sind, bieten Parabiosen von Axolotln vergleichend-experimentelle Beiträge zur Erforschung der funktionellen Determination.

Auf eine freischwimmende 30 mm lange Axolotllarve (Autosit) wird ein 10 mm langer, aus den Eihüllen geschälter Axolotlkeim (Parasit) so aufgepflanzt, dass die linke Kiemenregion des Parasiten mit der Milz des Autositen fest verbunden ist. Es gelingt, Vereinigungen herzustellen, bei denen alle sensorischen, motorischen und trophischen Funktionen einschliesslich der Herztätigkeit und der Exkretion auf den Autositen beschränkt bleiben, während der Parasit Organe ausbildet, die nie in Funktion treten. Die Parasitenorgane zeigen das Bild der präfunktionalen Ausbildung und weiter der afunktionalen Rückbildung (Abb. 7).

Wir beschränken uns hier auf das Ergebnis des Vergleiches des funktionierenden Organs beim Autositen und des präfunktionalen Zustandes des entsprechenden Organs beim Parasiten.

Für alle Organe, aber nicht für alle gleichzeitig, lässt sich ein Zustand feststellen, in dem die Wirkung der im Keim enthaltenen Determinationsfaktoren abgeschlossen ist, sei es durch Selbstdifferenzierung der Teile oder durch abhängige Differenzierung der Teile von anderen. Auf diesen Zustand folgt die funktionale Ausgestaltung. Durch die Grenze der beiden Zustände unterscheiden sich Autosit und Parasit.

Bei den passiv funktionierenden Organen (Bindegewebe, Knorpel, Knochen) geht die rein quantitative Vermehrung über den präfunktionalen Zustand hinaus, indem die Wirkungen des Drucks und Zugs fehlen oder in atypischer Weise wirksam sind. Die besondere Form, namentlich das bestimmt gerichtete Wachstum der Gebilde, aberriert stark. Während im allgemeinen der jugendliche Zustand des gleichmässig verwirrten Bindegewebes erhalten bleibt, kommt es in entstehenden Hohlräumen zu einer weitgehenden Auflockerung, stellenweise auch zu einer dichten Verfilzung. Typischerweise nicht auftretende Bindegewebeformen erschei-

nen, die im Laufe der Zeit in pathologische Zustände übergehen. Beim Knorpel unterbleibt die Abscherung durch die Funktion, die nicht nur auf die Form der knorpeligen Gebilde und damit auf die Verteilung der Knorpelmassen, sondern auch auf die Beschaffenheit der Knorpelsubstanz Einfluss hat. Die Verknöcherung geht typischerweise stark unter der Einwirkung des aktiv bewegten Skeletts vor sich. Das völlige oder fast völlige Ausbleiben der Funktion führt zu einer derben Verkalkung, die die Feinheiten des unter Zug oder abwechselndem Druck und Zug stehenden Gewebes vermissen lässt. Der Parasitenknochen zeigt ein vom Autositenknochen auffällig verschiedenes Bild.

Abb. 7. Monokardische Axolotl-Parabiose, 160 Tage nach der Operation

Bei den aktiv funktionierenden Organen (Muskeln, Drüsen, Sinnesorganen, Gehirn, Nerven) bewirkt der Funktionsmangel ein Stehenbleiben oder Zurückbleiben gegenüber den funktionierenden Organen. Ist die allgemeine Tektonik auch typisch, so besteht doch eine durchgängige Dürftigkeit des Materials. Alle Gewebe sind zellärmer und mit einer geringeren Menge von Zellderivaten ausgestattet. Die Muskulatur ist atrophisch. Die Muskelbündel sind dünn und faserarm. Die Sinnesorgane, z. B. die Augen, weisen alle typischen Bestandteile in typischer Anordnung auf; je länger aber der afunktionale Zustand anhält, desto mehr treten degenerative Veränderungen bis zur völligen Involution auf. Das Nervensystem zeigt mehr in seinen peripheren als in seinen zentralen Partien Bildungsmängel, was daher rührt, dass die Innervation beim Axolotl zu einem erheblichen Teil während der funktionalen Phase vor sich geht. Von den Drüsen sind die auch beim Parasiten funktionierenden Hautdrüsen normal, dagegen verharrt der Intestinaltraktus mit seinen Anhängen sowohl in bezug auf die Wandung wie den Drüsenbestand in einem atrophischen Zustand. Dasselbe gilt von den Nieren.

Ein besonderes Schicksal hat das Gefässsystem. Im Parasiten strömt das Blut des Autositen. Sein eigenes Herz pulsiert nicht. Es bleibt eine

dünnwandige Aussackung im Gefässsystem, deren präfunktionale und funktionale Ausbildung verlorengeht. Das rückgebildete Parasitenherz zeigt die Wirkung der Funktion für die Erhaltung der Gestaltung. Für die Gefässe gelten für den Parasiten dieselben hämodynamischen Wirkungen wie für den Autositen, selbstverständlich im Rahmen des überhaupt atypischen Zustandes des Gefässsystems infolge seines anders gerichteten Blutstromes.

Von den pathologischen Vorkommnissen, die an fast ein Jahrzehnt alten Parabionten beobachtet wurden, sehe ich hier ab.

Für das Problem der ontogenetischen Determination ist der Übergang der präfunktionalen zur funktionalen Gestaltung deshalb wichtig, weil sich hier das Überwiegen epigenetischen Geschehens über das präformativ-epigenetische der früheren Entwicklung mit aller Deutlichkeit zeigt (4).

f. Endokrine Faktoren bei hetero- und alleloplastischen Transplantationen

Die Metamorphose der Amphibien ist ein endogener Prozess, der durch die innere Sekretion vorwiegend der Thyreoidea eingeleitet wird. Sie betrifft den Gesamtstoffwechsel und beeinflusst durch ihre Folgen alle Gewebe. Ihr erstes äusseres Merkmal ist die Rückbildung der Kiemen, die allgemeine Häutung und die Veränderung der Körperform. Die Metamorphose ist ontogenetisch determiniert, aber weitgehend epigenetisch beeinflussbar, besonders hinsichtlich der Zeit ihres Eintritts und der Dauer ihres Verlaufs. Das wirksame Inkret ist nicht artspezifisch, wie die Metamorphose von Kaulquappen und Molchlarven nach der Verfütterung von Säugerschilddrüse zeigt. Die biochemische Seite des Vorgangs wird dadurch beleuchtet, dass bei Siredon die Verwandlung in Amblystoma durch Einspritzung von Jodlösung erzwungen werden kann.

Nach früheren eigenen Untersuchungen über wechselseitige heteroplastische Transplantation von Axolotlschwänzen der weissen und schwarzen Rasse hat mein damaliger Mitarbeiter C. Müller allelopl.stische Schwanztransplantationen zwischen Siredon und den Larven von Triton und Salamandra ausgeführt und die Wirkung der Metamorphose des Empfängers auf das Transplantat untersucht.

Auf *Triton alpestris* macht der Schwanz weisser Axolotl die Metamorphose mit. Er häutet sich regelmässig, aber unabhängig von seinem Wirt. Er wächst viel stärker, als es der Tritonschwanz tun würde, ohne die Form des rundlichen Amblystomaschwanzes zu bekommen. Er behält vielmehr eine seitlich abgeplattete Form (Abb. 8,9).

Der Schwanz schwarzer Axolotl, auf die Larven von *Salamandra maculosa* verpflanzt, folgt ebenfalls der Metamorphose seines Trägers. Seine Formumwandlung geht weiter als beim Tritonträger. Er nimmt

Abb. 8. Auf Tritonlarve implantierter Axolotlschwanz vor und nach der Metamorphose (verfgrössert)

Abb. 9. Dasselbe wie in Abb. 8 in einem späteren Stadium (natürliche Grösse)

die rundliche Amblystomaform an und seine Pigmentverteilung erinnert abweichend vom typischen Zustand an die Verhältnisse seines Wirtes (Abb. 10, 11).

Von Betrachtungen im einzelnen über die Beeinflussung des Transplantates durch den Träger sehe ich hier ab, um nur auf die hormonalen

Abb. 10. Schwanz des schwarzen Axolotls auf Salamandralarvae (Vergrössert)

Abb. 11. Schwanz des schwarzen Axolotls auf Salamandra nach der Metamorphose. (Natürliche Grösse)

Korrelationen im allgemeinen hinzuweisen. Ihre Rolle in der ontogenetischen Determination ist tiefgreifend und weitreichend. Bei der Wirkung der endokrinen Drüsen auf die ontogenetische Determination sehen wir die stoffliche Natur der determinierenden Prozesse, die uns schon bei der sogenannten Induktion der Primitiventwicklung begegnete. Zugleich tritt die epigenetische Beeinflussbarkeit der determinierenden Prozesse in Erscheinung, die wegen des Vollzugs der Determination in sukzessiven Akten, wegen ihres präformistisch-epigenetischen Charakters möglich ist.

g. Erscheinungsweisen der ontogenetischen Determination

Die mitgeteilte Auswahl von Tatsachen zeigt, dass die Ontogenesis ein determinierter, aber weder ein prädeterminierter noch ein final

bestimmter Prozess ist. Die mechanistische und die vitalistische Auffassung entsprechen beide in keiner Weise den Tatsachen. Die stoffliche Natur der Determination (Eikonstitution, Genom, Induktion, Regenerationsveranlagung, trophische Wirkung bei der funktionalen Ausgestaltung, endokrine Faktoren usw.) erweist die Berechtigung der materialistischen Auffassung.

Zu Beginn der Entwicklung sind die Eikonstitution und die in den Chromosomen lokalisierten Erbfaktoren (Gene) gegeben. Im Fortgang der Entwicklung werden weitere innere Bedingungen wirksam (sekundärer Faktorenkomplex der Furchung, Induktionen, endokrine Faktoren usw.). Mit der Organanlagenbildung kommt es zur Wechselwirkung zwischen dem Furchungsergebnis und der chromosomalen Determination, also der ererbten Entwicklungsfaktoren, die obwohl präformiert, doch nicht prädeterminiert sind. Weiterhin zeigt sich die Abhängigkeit der inneren Faktoren (funktionale Ausgestaltung, reparative Leistungen) von den äusseren. Während der ganzen Entwicklung müssen die äusseren Bedingungen erfüllt sein, die zur Realisation der Determination notwendig sind.

Der innige Zusammenhang, die Verflechtung aller Entwicklungsfaktoren verbindet Genetik und Phänogenetik um so mehr miteinander, als wir Einblick in den ontogenetischen Determinationsprozess gewinnen.

3. Der Determinationsverlauf

Bei der Determinationsforschung kommt es darauf an, den Zusammenhang des Entwicklungsverlaufs, sowohl in der Ontogenesis wie in der Phylogenesis, die aus der Folge der Einzelabläufe besteht, zu überblicken. Wenn dabei von Form und Formbildung gesprochen wird, so ist damit keine Abstraktion vom Inhalt der Vorgänge gemeint, sondern es wird der sinnfälligen Tatsache Rechnung getragen, dass einander in bestimmter Weise zugeordnete materielle Teile sich in Bewegung befinden. Der Formprozess ist die bewegte Materie, aus der die Zusammenhänge zu entdecken und experimentell nachzuweisen sind.

Die organische Form ist nicht starr und unveränderlich, sondern in beständiger Veränderung begriffen. Nicht nur der Stoff wechselt in der Form, sondern mit dem Stoff die Form selbst. Diese Veränderung vollzieht sich innerhalb typisch-spezifischer Ordnung im Bildungsvorgang des Werdens. Die Form wird als typisch-spezifische bezeichnet, weil die jeweils bestimmt geordnete Zusammensetzung aus Teilen in ordnungsgleicher Übereinstimmung vielfach vorkommt, wie die Vergleichung vieler lebendiger Einzelwesen zeigt.

In den Formzuständen der einzelligen und der gewebebildenden Lebewesen findet die Form ihren einfachsten Ausdruck in der Konstitution der Zelle, d. h. in der Tatsache, dass in der Zelle qualitativ

differente Substanzen regional gesondert, quantitativ verteilt und einander typisch zugeordnet sind.

Der Formvorgang geschieht durch die Bewegung materieller Teile, deren jeder in jedem Zeitpunkt eine räumlich bestimmte Lage einnimmt. Wir werden weder auf ultravisible Strukturen noch darauf verwiesen, dass «das Stoffliche überhaupt unwesentlich ist». Es gibt eine im Einzelfall bestimmbare Grenze des materiellen Formhaften, die nicht verändert werden kann, wenn die typisch-spezifische Form erhalten werden soll. Wird sie überschritten, dann wirkt die Veränderung zwangsläufig weiter und der atypische Vorgang erweist sich als ebenso beharrlich wie der typische. Die stoffliche Gebundenheit des Formhaften schränkt auch die atypischen Wege in bestimmbarem Umfang ein. Darüber hinaus erfolgt die Zerstörung der organischen Form.

Die organische Formbildung ist ein zwangsläufiger Vorgang. Die biologische Aufgabe der Determinationsforschung besteht in der Bestimmung der Faktorenkomplexe und in der Zerlegung der Konstitution in die konstituierenden Teile. Darauf folgt die Analysis der physikalischen, physikalisch-chemischen und analytisch-chemischen Beschaffenheit der organischen Form. Die Erforschung der «lebendigen Substanz» erhält damit den ihr zukommenden Platz.

Ohne analytische Forschung der Bildungsvorgänge in ihrem Zusammenhang, der kein objektives Hindernis in den Weg tritt, ist die künstliche Synthesis, also die Beeinflussung der Entwicklung, die Umformung der Formen, die Neubildung pflanzlicher und tierischer Rassen und Arten als planvolle Arbeit nicht möglich. Erst die fortgeschrittene Determinationsforschung hebt die Biologie aus der ziellos beschreibenden und experimentierenden Phase auf die theoretische Höhe, in der praktische Arbeit technisch und industriell ermöglicht wird. Es gilt, nicht nur die Bedingungen der organischen Gestaltung nachzuahmen, sondern selbst Organismen zu gestalten.

Bei der Gesamtentwicklung und bei der Entwicklung der Teile lassen sich vier Phasen durch die Eigenart ihres Geschehens von einander unterscheiden:

Bei der Vorbereitung zur Bildung sind die künftigen Bildner Teile eines übergeordneten Zusammenhangs. Es gehören z. B. die Urkeimzellen dem Keimepithel des Trägers an. In mehr oder minder entwickeltem Zustande finden sich bei vielen Tieren Lager blastemartiger Zellen, bei Pflanzen Meristeme. Die Vorentwicklung vollzieht sich in Abhängigkeit von dem übrigen Gebilde, in dessen Bestand die vorbereitenden Stadien eingeschlossen sind. Das zeigt sich deutlich bei der Herstellung der Knospen von Ersatzbildungen nach Gewebeverlusten (Restitution, Regeneration, Reparation). Dort geschieht die Vermehrung und Ordnung der Bildner nach Massgabe des Restbestandes.

Die Vorentwicklung führt zur Anlage. Sie ist bei der Keimzelle in ihrer Konstitution, bei der Sprossung oder der Ersatzbildung dem Veranlagungsorte entsprechend bestimmt. Die Veranlagung ist endgültig, d. h. im Bildungsvorgang ist diejenige Zusammensetzungsordnung der Teile erreicht, die sich weiterhin von sich aus nicht mehr ändert. Mit der Anlage ist die Ordnung gewonnen, in deren Rahmen sich die weiteren Umbildungen vollziehen.

Die feste Bestimmung der Anlage, ihre Selbstbestimmung, bringt es mit sich, dass die weitere Entwicklung Entfaltung im eigentlichen Sinne ist. Was in der Vorbereitung unter mannigfachen, einzeln bestimmten Abhängigkeiten zustande gekommen ist, wird in der Entfaltung selbständig ausgeführt. Die Ausführung ist ihrer Art nach in sich bestimmt.

Die Selbstbestimmung der Anlagenentfaltung stellt das Endgebilde her. Seine Form wird qualitativ durch weitere Gestaltungsvorgänge nicht mehr verändert, die deswegen in progressiver Hinsicht nur Ausgestaltungen des Vorgebildeten, in regressiver — Abnutzung des Vorhandenen durch den Betrieb sind. Von der Veranlagung an besteht einsinnige Bestimmung. Die ontogenetische Entwicklung ist ein endlicher Vorgang, der nach Ablauf der Zwischenzustände, die bei regenerativen Prozessen um zahlreiche Ersatzbildungen vermehrt sein können, zu Ende kommt. Für die Einzelwesen ist deswegen der natürliche Tod ein determinierter Abschluss. Die Dauer des Lebens wird durch die Folge der Generationen verbürgt.

Die Bestimmung der Bildung geschieht in schrittweisem Vorrücken (Determination in sukzessiven Akten). Deshalb sind in einem Bildungsverlauf alle Folgezustände notwendig, weil die Veränderung eines Zustandes veränderte Bestimmung für den Rest ergibt. Der als Vorbereitung bezeichneten Anfangsphase kommt eine richtunggebende Wirksamkeit zu, wofür die künstliche Beeinflussung der frühen (sogenannten sensiblen) Stadien der Keimzellenbildung, der Furchung der Metazoen, der ersten und der reparativen Anlagenformung in der Ontogenesis usw. schwerwiegende Beispiele liefert. Die Abdrängung der Entwicklung in atypische Bahnen schafft dauernde Atypien, z. B. stationäre Stadien nach der Furchung, ontogenetische Missgebilde, die Atypien aller Ersatzbildungen. Auch die Genmutationen, die künstlichen sowohl wie die natürlichen, deren äussere Verursachung noch unbekannt ist, bedingen eine atypische Entwicklung, die durch Wiederholung in der Deszendenz zu einem neuen Typus wird.

Der künstlichen Herstellung in der Natur nicht verwirklichter Entwicklungsweisen steht daher nichts im Wege. Sie wird in um so grösserem Ausmasse gelingen, je mehr sich unser Einblick in den Determinationsverlauf und in die Beschaffenheit der Faktorenkomplexe vertieft. Sind diese Voraussetzungen gegeben, dann ist die «Neuschöp-

fung» eine technische Aufgabe, deren Grenze des Möglichen erst bei der Zerstörung der organischen Form liegt.

Unsere gegenwärtige Kenntnis der ontogenetischen Determination erlaubt folgende allgemeine Darstellung ihres Verlaufs:

1. Die Determination besteht in sukzessiven, einander nachgeordneten Veränderungen materieller Teile, die in der Zellkonstitution, den Zellgebilden, ihrem gegenseitigen Lageverhältnis und ihren stofflichen Beziehungen samt ihren Produkten und Derivaten zu suchen sind.

2. Bei einer solchen Geschehensweise befindet sich jeder Faktor räumlich und zeitlich an der Stelle seines Wirkens. Es ist daher nicht angezeigt, zwischen Determinanten und Determinaten als mechanischen Kategorien zu unterscheiden. Es handelt sich in den einander folgenden Stadien vielmehr um das Zusammenwirken der Faktoren, das sich aus der Konstellation aller Teile von Akt zu Akt ergibt.

3. Die sogenannten Regulationen der Formbildung bestehen in der Beharrlichkeit der in sich bestimmten Bildungsvorgänge nach ihrer Veranlagung, sofern als sie nicht aus der Unbestimmtheit vorbereitender Stadien, die unter verschiedene Bestimmung gestellt werden können, irrtümlich, aus dem Mangel der genauen Kenntnis des Zusammenhangs, angenommen werden. Neben oder über der Determination noch eine besondere Regulation finaler Art anzunehmen, besteht kein Anlass.

Das Bildungsgeschehen erweist sich der Zerlegung in zusammenwirkende Bildungsfaktoren durchaus zugänglich, ohne dass an die Stelle des Zusammenhangs der lebendigen Bewegung ein toter, unzulänglicher mechanischer Atomismus gesetzt wird. Als Bildner treten uns Zellen, Zellkomplexe und Zellderivate entgegen. Wir stossen auf zeitlich, örtlich, intensiv, quantitativ, qualitativ bestimmtes Teilungs-, Bewegungs-, Erzeugungsgeschehen. Die Konstitution der Zelle ist vorläufig eine wesentliche Etappe in der analytischen und synthetischen Forschung. Die physikalische und chemische Natur der Zellkonstitution harrt der Aufklärung. Auf Strecken der Entwicklung gewinnen wir schon in biochemischer Richtung Einblick in den Determinationsprozess (Aktivierung der Gene, Induktionen bei der Organanlagenbildung und Regeneration, endokrine Faktoren der Formbildung) ([10]).

4. Determinationsforschung, Genetik und Phylogenie

Von der gegenwärtigen Ontogenesis weist das durch die Endlichkeit der Einzelabläufe bedingte Wiederholungsgeschehen rückwärts in die Vorfahrenschaft und vorwärts in die Nachkommenschaft. Wir sehen, was ist, und an ihm, dass etwas war und sein wird. Es lockt Vergangenheit und Zukunft aus dem Dunkel zu ziehen.

Hinsichtlich der Vergangenheit kommen wir zu der Geschichte des

Lebens (E. Haeckel). Die Vererbungsforschung bleibt nicht mehr wie der Mendelismus der ersten Jahrzehnte des Jahrhunderts bei der Feststellung gleichen Beharrens und gesetzmässiger Kombination (V. Johannsen) stehen, sondern deutet in Verbindung mit der Zellforschung und der Entwicklungsphysiologie, besonders durch die experimentell erzeugten Mutationen der Gene (Muller bei Drosophila, Kühn bei der Mehlmotte, Nilsson-Ehle und Stadler bei der Gerste) auf den kumulativen Aufbau der Organismen in ihrer Stammesgeschichte.

Die Determinationsforschung in Verbindung mit Phänogenetik und Genetik weist den zeitweiligen Skeptizismus gegenüber der historischen Entwicklung der Lebewesen zurück. Sie zeigt auch, dass es falsch ist, einen solchen Skeptizismus hinter sogenannter «reiner Naturwissenschaft» zu verbergen, wie es neuerdings Heribert Nilsson mit den Worten tut: «What is the trend of Biology? Are we moving towards a new «ignorabimus»-conception? Certainly not. We are advancing to Biology as an exact science. Just as affinity in Chemistry or Mineralogy need not be based on the assumption that the elements have evolved from one another, from hydrogen to uranium, there is no more need of our basing the related series of biology on an evolution from amoeba to homo and so on». Eine solche grobmechanistische Auffassung entspricht nicht den Tatsachen. Die ontogenetische Determination einerseits und die Genmutalität anderseits beweisen die historische Natur der Organismen. Die Ontogenesis ist das Produkt der Phylogenesis.

Die Genetiker selbst, die nicht bei der Registrierung ihrer Versuchsergebnisse stehen bleiben, werden zu theoretischen Folgerungen gedrängt. H. Stubbe führt über die Bedeutung der Mutationen für die Evolution folgendes aus, wobei er sich ausschliesslich auf die experimentelle Inangriffnahme des «Grundproblemes der Biologie» beschränkt: «Will man den Genmutationen entscheidende Bedeutung bei der Artentstehung zuerkennen, so gilt es nachzuweisen, dass sie einmal in genügender Häufigkeit vorkommen, um immer wieder neues Auslesematerial zu schaffen, und zweitens, dass diese Veränderungen positiven Selektionswert haben können, d. h. dass sie der natürlichen Zuchtwahl eher standzuhalten vermögen als die Ausgangsform... Je genauer man die einzelnen Objekte studierte, um so mehr musste man feststellen, dass vielleicht noch häufiger als die grossen Mutationen sog. Kleinmutationen auftreten, die nur ganz geringe Abweichungen von der Norm bedingen, die daneben aber auch tiefgreifende physiologische Veränderungen im Organismus bewirken können. Solche Kleinmutationen sind in der letzteren Jahren in grösster Zahl bei Drosophila und Antirrhinum gefunden worden. Für die Gattung Antirrhinum hat Erwin Baur zeigen können, dass alle Unterschiede geographischer Rassen und alle Speciesunterschiede auf einer mehr oder weniger grossen Zahl solcher Kleinmutationen beruhen, wie sie auch im Mutationsexperiment

auftreten. Die Frage also, ob die Häufigkeit der Genmutationen in der Natur gross genug ist, um immer wieder neues Auslesematerial zu liefern, muss heute mit Sicherheit bejaht werden». Auch die zweite Frage, die Stubbe nach dem positiven Selektionswert der Kleinmutation stellt, beantwortet er bejahend. Im Anschluss an die Experimente von Muller und Kühn sagt er: «Die Hoffnung ist berechtigt, dass es mit Hilfe dieser neuen Richtung der Mutationsforschung doch einmal gelingen wird, der Lösung des Evolutionsproblems näher zu kommen».

Die Lehre Darwins von der natürlichen Zuchtwahl und Haeckels von der Stammesgeschichte der Lebewesen erhalten neue experimentelle Bekräftigung. R. Goldschmidt erklärt, dass die moderne Auffassung «gar nicht verschieden von Darwins Vorstellung ist; nur ist das Wesen der Variation, die mutative Veränderung der Erbfaktoren, die allein zu Neuen führen kann, jetzt klar gefasst und damit Darwins Bild geklärt und geläutert».

Schon früher sprach ich davon, wie in der Determinationsforschung die Analysis in die Synthesis übergehen muss (S. 932). Wenn H. Nilsson-Ehle von der «Züchtungsforschung im Dienste der Landwirtschaft» spricht, entzieht er sich nicht der Verbindung von Theorie und Praxis. Bei der Erörterung der Rolle, die die Mutationen in der Züchtung spielen, kommt er zu dem Schluss: «Der Zentralpunkt wird deshalb zweifellos der sein, ob man durch künstliche Behandlung die Frequenz wertvoller Mutationen erhöhen kann». H. Nilsson-Ehles Urteil ist optimistisch: «Es muss jedenfalls die lebhafte Hoffnung aller Züchter sein, dass die Züchtungsforschung innerhalb absehbarer Zeit auch wertvolle Mutationen mehr regelmässig entdecken oder darstellen kann. Diese Hoffnung darf nicht als unberechtigt gehalten werden».

Als Materialisten und Dialektiker unter der Führung Lenins und Stalins dürfen wir uns nicht auf die objektive Wiedergabe des tatsächlichen Verlaufs, auf die Beobachtung und auf die Darstellung der Versuchsergebnisse beschränken, sondern müssen wie Mitschurin und Lysenko an der Verwirklichung der revolutionären Umgestaltung tätigen Anteil nehmen. Wir dürfen uns nicht auf die Erkenntnis des phylogenetischen Werdens und der ontogenetischen Determination beschränken, sondern stehen als Sowjetgelehrte in den Reihen derer, die auf wissenschaftlicher Grundlage die Zukunft selbst planvoll gestalten ([2], [4], [13]).

LITERATUR

[1] Goldschmidt R., Die Lehre von der Vererbung, 3 Aufl., Berlin, 1933, p. 198.
[2] Heribert Nilsson, The Problem of the Origin of Species since Darwin, Hereditas, vol. XX, 1935, p. 237.
[3] Holtfreter J., Über die Verbreitung induzierender Substanzen und ihre Leistungen im Triton-Keim, Roux' Archiv, vol. 132, 1935.
[4] Nilsson-Ehle H., Züchtungsforschung im Dienste der Landwirtschaft, Verh.

der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte auf der 93. Versammlung zu Hannover. Berlin, 1935, p. 65.
[7] Roux W., Funktionelle Anpassung. Vol. 1 der Ges. Abh. über Entwicklungsmechanik der Organismen, 1895.
[8] Schaxel J., Das Determinationsproblem. Leninismus und Biologie. Akademija Nauk SSSR pamjati W. I. Lenina, 1934, p. 509 ff. (deutsch und russisch).
[7] Schaxel J., Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metazoen, 1915, p. 85 ff. Id., Das biologische Individuum, Erkenntnis, 1931, vol. 1, p. 481.
[8] Schaxel J., Die Leistungen der Zellen bei der Entwicklung der Metasoen, 1915, p. 153 ff. Id., Das biologische Individuum, Erkenntnis, 1931, vol. 1, p. 483.
[9] Schaxel J., Zur Frage der Determination der Regeneration, 1934, C. R. de l'Académie des Sciences de l'URSS, t. 4, Nr. 3 und 4.
[10] Schaxel J., Das Determinationsproblem. Leninismus und Biologie. Akademija Nauk SSSR pamjati W. I. Lenina, 1934, p. 520 f. (deutsch und russisch).
[11] Schleip W., Die Determination der Primitiventwicklung, Leipzig, 1929.
[12] Spemann H., Über die Determination der ersten Organanlagen der Amphibienembryos: Roux' Archiv, vol. 43, 1918.
[13] Stubbe H., Die Bedeutung der Mutationen für die theoretische und angewandte Genetik, Verh. der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte auf der 93. Versammlung zu Hannover. Berlin, 1935, p. 62, 63.
[14] Wehmeier E., Versuche zur Analyse der Induktionsmittel bei der Medullarplattenin duktion von Urodelen, Roux' Archiv, vol. 132, 1935.

Ю. Ю. ШАКСЕЛЬ. ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДЕТЕРМИНАЦИЯ В ЕЕ СООТНОШЕНИИ С ГЕНЕТИКОЙ И ФИЛОГЕНЕЗОМ

РЕЗЮМЕ

В историческом обзоре было показано, что в течение XIX века благодаря принятию биологией принципа постоянства и непрерывности из геологии и благодаря многочисленным анатомическим, гистологическим и эмбриологическим исследованиям (особенно клеточной теории) организм терял свое специфическое положение по отношению к неорганической природе. Таким путем создалось историческое понимание жизни в смысле Дарвина-Геккеля.

На этом основании Ру построил свое учение об индивидуальном развитии, механику развития, которая рассматривает онтогенетическую детерминацию, как результат исторически возникшего детерминационного механизма. Ограниченности этого чисто механического учения Дриш противопоставил свою идеалистическую теорию энтелехии.

В течение последних двух десятилетий полемика между механизмом и витализмом приняла чисто схоластический характер, хотя в качестве основы для теоретической дискуссии привлекались экспериментальные данные новейших исследований по детерминации.

Дробление оплодотворенного яйца, т. е. деление его на бластомеры, протекает в соответствии с конституцией яйца. Экспериментальное изменение строения (конституции) яйца имеет своим следствием изменение характера дроблений (Шаксель).

Целое из частей развивающихся иглокожих и других животных не является следствием «имматериальной регуляции», а может возникать лишь в строго определяемых границах у определенных видов, бластомеры которых после изоляции сохраняют конституцию не раздробившегося яйца (Шаксель).

Опыты с действием «организаторов» в смысле Шпемана, чем больше их ставят, тем больше они показывают материальную природу так называемой индукции (Нидгем, Ваддингтон, Гольтфретер, Вемайер и др.).

Исследования по регенерации, если они не проводятся объективно, систематически и на количественно достаточном материале, дают многочисленные доказательства временного и пространственного течения детерминации, связанной только с материальной природой регенерирующего организма.

Опыты трансплантации особенно хорошо показывают последовательные стадии детерминации (Шаксель); здесь, следовательно, отсутствует как предетерминация (Ру), так и регулирующее действие целого (Дриш).

Опыты парабиоза на молодых аксолотлях дают возможность сравнивать ткани функционирующих органов с такими, которые сохранили свое первоначальное (дофункциональное) состояние. Переход от последних к функционирующим образованиям указывает на возможность преобладания явлений эпигенеза над явлениями преформистско-эпигенетического характера на ранних стадиях развития (Шаксель).

Роль эндокринных факторов в онтогенезе доказывается данными по метаморфозу амфибий. При трансплантациях обнаруживается действие хозяина (в смысле видовых или родовых признаков) на метаморфотические изменения тканей реципиента.

На основании данных приведенных примеров течения онтогенетической детерминации можно сказать следующее: к началу развития даны — конституция яйца и локализованные в хромосомах наследственные факторы (гены). При дальнейшем развитии становятся действенными другие внутренние условия (комплекс вторичных факторов — дробление, индукция, эндокринные факторы и т. д.). С образованием органов возникает взаимодействие между результатами дробления и хромозомальной детерминацией, т. е. наследственными факторами развития, которые преформированы, но не предетерминированы. В дальнейшем обнаруживается зависимость внутренних факторов от внешних (функциональное развитие, репаративное действие). Во время всего развития должны быть налицо те именно внешние условия, которые необходимы для реализации детерминационного процесса.

В современном онтогенезе имеют место обусловленные конечными результатами отдельных его этапов повторения предков и потомков.

В отношении прошедшего мы приходим к истории жизни. Наука о наследственности уже не является менделизмом первых десятилетий настоящего столетия, сводившимся к установлению постоянных и закономерных комбинаций, а в связи с механикой развития и цитологией, особенно благодаря экспериментальному вызыванию мутаций, указывает на кумулятивный характер эволюции. Картина, набросанная Дарвином в общих чертах, разъясняется и развивается и все в большей и большей степени ясно и четко вырисовывается.

Анализ явления детерминации будет переходить в синтез. Мы не можем ограничиться простым повторением течения процесса, наблюдением и воспроизведением результатов опытов, а должны использовать возможности социалистической родины для перехода к творчеству и новому. В области растениеводства Мичурин, Лысенко и др. открыли пути направления научного и планомерного создания новой жизни.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Б. И. БАЛИНСКИЙ

ЯВЛЕНИЯ ИНДУКЦИИ В ЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

(*Представлено академиком* И. И. Шмальгаузеном)

Автор разбирает вопрос об эмбриональной индукции, т. е. о такой форме взаимодействия частей, которая приводит к образованию какого-нибудь зачатка нового органа или части органа.

Он формулирует некоторые задачи, которые стоят перед исследователями в области индукции.

Главным достижением механики развития является установление принципа взаимодействия частей развивающегося организма. Тот факт, что мы происхождение организованности при развитии зародыша можем надеяться объяснить посредством фактора взаимодействия частей, а не предшествующей гармонией, как хотят сделать преформисты, и не жизненной силой, как это делают виталисты, уже является не малым шагом вперед.

Среди различных форм взаимодействия в организме я хочу разобрать вопрос об эмбриональной индукции. Эмбриональная индукция — это такая форма взаимодействия частей, которая приводит к тому, что образуется какой-нибудь зачаток нового органа или части органа.

Когда я буду говорить об эмбриональной индукции, я буду говорить всегда об явлениях взаимодействия, а не о каких бы то ни было возможных воздействиях, вызывающих дифференцировку. Для явления эмбриональной индукции, как такой формы воздействия одной части на другую, при которой возникает новая форма, характерной является некоторая локальность воздействия, а не общее воздействие.

Явление индукции, как это сейчас можно установить, чрезвычайно распространено; в сущности, в развитии позвоночных лишь очень немногие органы не являются такими, которые нельзя было бы индуцировать, в особенности в опытах с первичными организаторами. Если разобрать даже случаи изолированной индукции отдельных органов, то и здесь можно найти много примеров: индукции хрусталика, слуховой капсулы, конечности,— это первые звенья длинной цепи. Это факт общеизвестный. Явление индукции представляется

достаточно широко распространенным для построения общей теории. Особенно, конечно, разительным случаем индукции является индукция первичным организатором, индукция, которая впервые показала универсальность принципа индукции, но которая имела и некоторые отрицательные последствия. Организатор со своим сложным действием открыл дорогу для виталистов; они ухватились за организаторы, которые для них являются воплощением «того таинственного, что мы знаем только в живой природе», по выражению Шпемана.

Величайшим достижением и величайшей сенсацией было открытие действия мертвых организаторов и — в виде последовательного звена исследования — выделение отдельного индуцирующего вещества, которое действует, заменяя организатор, причем, как известно, индуцирующее вещество оказывается возможным получить и синтетическим путем. Тут имеется несколько веществ: два вещества из группы фенантреновых, индуцирующее действие которых доказано Нидгемом и Ваддингтоном; кроме того, Вемайер, ученица Шпемана, доказала индуцирующее действие нуклеиновой и адениловой кислот.

Эти исследования, доказывающие химический характер действия индукторов, выбивают снова и снова почву из-под ног виталистов и лишают организаторы того ореола таинственности, которые они имели при своем открытии.

Но в то же время нужно сказать, что вместе с тем, как индуцирующее вещество растворилось в эфире, казалось, что растворились и сами организаторы, как такие факторы, которые могут нам объяснить возникновение правильно сформированного зародыша, а не хаоса из отдельных частей. Открытие химического действия индукторов подорвало как будто теорию развития, для которой более легкий материал давало бы специфическое действие организатора, именно фактора организованного и организующего, а не просто выделяющего химическое вещество.

Мне хочется попытаться показать, каким образом можно понять возникновение сложной организации зародыша, несмотря на то, что организатор (индуктор) действует таким простым средством, каким является синтетически получаемое нами вещество; каким образом такое простое средство может привести к тем сложным дифференцировкам, которые мы наблюдаем в организме; каким образом доказательство неспецифичности действия индуктора не вырывает у нас возможности строить теорию индивидуального развития, теорию формообразования зародыша, зародыша организованного, из просто устроенного материала яйца.

Путь для изучения действия индуктора подсказывается сам собой. Необходимо проанализировать связь между индукцией и результатом, между индуктором и материалом, на который он действует.

Я позволю себе вести дальнейшее рассуждение несколько схема-

тически. Первый вопрос, который можно себе поставить,— это вопрос такой: чем вообще можно произвести индукцию? что можно индуцировать? Первые опыты индукции показали, что каждый орган имеет свой определенный индуктор и каждый орган, воздействуя, вызывает вполне определенный результат. Так, например, глазной бокал может индуцировать хрусталик. Дальнейшие опыты показали, что дело обстоит не так. Один из первых случаев, который резко противоречил представлению о специфическом действии индуктора,— это случай индукции добавочной конечности, когда слуховой пузырек, пересаженный на бок зародыша, может индуцировать конечность. Слуховой пузырек оказалось возможным заменить кусочком целлоидина, а также и зачатками других органов. Прекрасный результат дает, например, пересадка обонятельного мешка.

Приведу случай неспецифической индукции, происходящей при развитии хрусталика. Оказывается, что волокнистое ядро хрусталика выделяется из первоначального равностенного пузырька благодаря воздействию индуктора. Индуктором может быть ретина, чувствующий эпителий слухового лабиринта, ткань ганглия. Возьмем индукцию медуллярной пластинки; крышу первичной кишки можно заменить другими образованиями, можно заменить готовым, уже дифференцированным мозгом, дифференцированной хордой. В последних опытах Гольтфретера первичную кишку оказалось возможным заменить почти всякой тканью любого организма.

Выходит, что один и тот же орган может быть индуцирован различными другими органами, а отсюда вытекает, что один и тот же индуктор может, действуя на различный материал, вызвать различный результат. Действительно, это обратное, перефразированное положение можно доказать и прямо, индуцировать одним и тем же органом различные образования. Слуховым пузырьком можно индуцировать капсулу, можно индуцировать конечность, можно индуцировать волокнистое ядро хрусталика; чувствующий эпителий слухового пузырька, действуя на глазной пузырек, вызывает образование добавочной ретины.

Если индуктор не определяет, таким образом, специфичности органа, то возникает вопрос: что определяет специфичность индукции?

Мы можем формулировать и такую рабочую постановку вопроса: на какой материал мы должны воздействовать индуктором, чтобы получить какой-нибудь определенный эффект? Оказывается, что для определенного эффекта индукции мы должны воздействовать всегда на совершенно определенный материал. В тех же моих опытах по индукции конечности оказалось, что для получения индукции слуховой пузырек или обонятельный мешок необходимо всадить во вполне определенное пространство на боку зародыша, ограниченное спереди передней конечностью и до задней конечности; впереди нормальной

передней конечности уже нельзя индуцировать конечность. Кроме того, пересадка слуховых пузырьков делалась и в другие области и спереди и позади нормального слухового пузырька в области спины. Нигде ничего подобного конечности слуховой пузырек не индуцировал.

Это пространство, способное к индукции конечности, обладает свойством некоторой связной системы. Картина здесь не такова, что нужно садить индуктор по соседству с нормальным органом, по соседству с передней или задней конечностью, ибо как-раз по соседству с нормальными конечностями мы имеем падение индуктивной способности. Самый эффект индукции зависит от положения индуктора. Частота индукции закономерно изменяется на протяжении всей системы.

Таким образом, для получения определенного эффекта индукции нужно дать индуктору подействовать на материал в пределах определенной системы.

Относится ли это только к индукции конечности? Конечно, нет. Во-первых, индукция добавочных волокон хрусталика возможна только в пределах эпителиальной закладки хрусталика. Индукция медуллярной пластинки возможна в пределах системы, охватывающей всю эктодерму гаструлы. Системы эти с течением развития зародыша, как видно, сужаются: первая система охватывает всю эктодерму зародыша. Следующая система — система конечности — захватывает только часть зародыша. В случае индукции добавочной ретины — опять-таки ограниченная система (глазной пузырь).

Третий вопрос. Если мы показываем, что для получения определенного органа мы должны воздействовать на известную систему, то дальше возникает вопрос: когда данные системы способны давать нам тот или иной эффект, когда нам нужно воздействовать на систему, чтобы получить данное образование, неизменны ли свойства системы или эти свойства изменяются?

Здесь наблюдается определенная закономерность; чем дальше мы пойдем назад вдоль боковой линии тритона, тем позже будут появляться индуцированные зачатки. Главным критерием является наиболее ранняя индукция.

Надо заметить, что трансплантация во всех случаях происходит одновременно на 4—5-й день развития. В задней части боковой области индукция дала эффект позднее, в передней — скорее.

Мы можем зафиксировать вывод, что время реакции данной системы на воздействие определяется самим материалом, потому что в различных местах при одной и той же операции реакция наступает то раньше, то позже.

Здесь надо отметить некоторое усложнение. Время появления индуцированных зачатков несколько отступает от линии, соединяющей

моменты появления передней и задней конечностей. Хотелось бы показать, что здесь мы имеем одну сплошную линию, которая включает и передние конечности и задние. Нужно принять во внимание, что индуцированная конечность является конечностью ослабленной, она развивается медленнее, а заметить появление зачатка мы можем не сразу, а уже после того, как он некоторое время развивался.

Поэтому я провел добавочное исследование, фиксируя зародыши на ранних стадиях, и показал, что для всех сегментов индуцированный зачаток фактически появляется раньше зачатка задней конечности.

Дальше идет поверка моего положения, что время определяется материалом, а не введением индуктора. Пересадка делалась на трех последовательных стадиях. При пересадке на первой и второй стадиях в области 7—8-го сегмента индуцированные конечности появляются примерно в одно и то же время. На третьей стадии вы видите резкий сдвиг. Это объясняется в значительной степени резким ослаблением самих конечностей. Эта стадия является почти предельной для индукции конечностей в данном сегменте. Выбраны данные для одного сегмента, чтобы не усложнять картины тем различием, которое мы имеем в разных сегментах. Для 9-го и 10-го сегментов показано также время индукции и время получения индуцированной конечности; сдвигания индукций при поздних операциях почти нет.

Мои опыты показали, что материал способен давать индуцированные конечности лишь в определенных пределах в пространстве и лишь в определенное время, причем довольно строго нормированное. Имеем ли мы такие же картины в других случаях индукции? Безусловно, имеем. Систематических данных тут не так много, как это ни странно, но для медуллярной пластинки такие данные даны Мангольдом и Махемером. Данные показывают угасание реактивной способности в средних стадиях гаструляции, причем мы имеем известный период падения, хотя для медуллярной пластинки этот период очень краток.

Таким образом, общий вывод из просмотра этого экспериментального материала таков, что специфика новообразований обусловлена в первую очередь свойством материала, который в определенной последовательности проявляет различные группы формообразовательных тенденций, и эти тенденции реализуются при введении индукторов.

Я уже отметил территориальный принцип изменения этих тенденций. Этот территориальный принцип сводится к сужению территорий. Эти системы как бы все более ограничиваются, и большие системы распадаются на все меньшие системы, каждая из которых оказывается способной лишь к более узким формообразовательным процессам, причем очень важно, что это сужение непосредственно свя-

зано с проявлением тех или иных дифференцировок. Глазной пузырь появляется, как система, лишь после того, как система эктодермы распадается на две системы: систему медуллярной нервной закладки и систему кожного эпителия. Если мы, таким образом, считаем доказанным, что специфика новообразования определяется материалом, на который воздействует индуктор, то естественно поставить вопрос о том, какова же роль индуктора.

Прежде всего мне хочется отметить, что, по моему мнению, индуктор отнюдь не является просто разрешающим фактором, вроде спуска пружинки или искры, падающей в порох.

Здесь дело обстоит несравненно сложнее.

Для того чтобы показать, в чем здесь дело, нам придется рассмотреть несколько соотношений. Первое, на что я хочу обратить внимание, это то, что когда индуктор что-либо индуцирует, то он индуцирует нечто одно, причем тот участок материала, на который индуктор не действует, дает нечто другое. Каждый индуктор действует альтернативно в системе, которая является, по меньшей мере, бипотентной. При действии первичного организатора в эпителии гаструлы имеется: потенция образования нервного зачатка и потенция образования покровного эпителия; в глазном пузыре — потенция образования ретины и образования пигментного эпителия; на боку — потенция образования конечностей и потенция образования бока.

В каждом из этих случаев то, что появляется при отсутствии индуктора, не является отсутствием формообразования; всюду имеем два формообразования, из которых одно связано с индуктором.

Мы можем представлять это себе таким образом, что в каждой системе имеются две взаимоисключающие и борющиеся противоположные тенденции, причем индуктор является входящим в эти тенденции моментом, который участвует в разделении этих потенций, в распределении их в пределах систем.

Если мы будем сравнивать каждую из двух пар тенденций, то мы обнаружим, что всюду мы можем выделить тенденцию к более высокому и более сложному дифференцированию и тенденцию, связанную с более элементарным дифференцированием. Нервная система и кожа, конечность и бок, ядро хрусталика и эпителий хрусталика — всюду имеется более высокое и более низкое дифференцирование, при воздействии индуктора всегда получается более высокий уровень дифференцирования, всегда воздействие индуктора приводит к высокому дифференцированию, отсутствие индуктора — к противоположному, более низкому дифференцированию. У нас тут одно звено отсутствует, звено чисто физиологическое. Какова энергетика дифференцирования? Едва ли может быть сомнение, что высокая дифференцировка мозговой трубки связана с большей затратой энергии, требует большей

активности материала зародыша, связана с повышенной физиологической активностью.

Таким образом, мы здесь подходим, в сущности, к тому же выводу, но несколько иным путем, который дает Чайльд. Наш вывод, что индуктор приводит к тому, что из двух тенденций формообразования реализуется та, которая связана с бо́льшим дифференцированием, мы можем перефразировать, по терминологии Чайльда, таким образом, что качественное различие формообразования определяется предшествующим распределением физиологической активности. Повышенная физиологическая активность связана с высокой дифференцировкой, пониженная физиологическая активность — с низкой дифференцировкой, а отсюда прямой вывод, что индуктор является центром высокой физиологической активности, устанавливающим вокруг себя градиент высокой физиологической активности, вследствие чего те ткани, которые попадают в сферу действия индуктора, дают формообразовательные процессы, связанные с высокой физиологической активностью.

Возникает вопрос: является ли высокая физиологическая активность причиной определенных дифференцировок или же следствием этих дифференцировок? Это, собственно, вопрос общий для всей теории физиологических градиентов Чайльда. Его чаще всего критикуют именно с этой стороны. Это факт, что физиологическая активность распределяется неравномерно, но мы можем понять это в обе стороны: либо физиологическая активность различна, а вследствие этого происходят те или иные дифференцировки; либо просто распределение самих дифференцировок сопровождается теми или иными различиями физиологической активности. Возьмем формулировку Шпемана. Он говорит, что он не будет оспаривать, что организационный центр является средоточием высокой физиологической активности и, может быть, даже активности обмена веществ, но что он не является не чем иным, как средоточием физиологической активности,—совершенно неправдоподобно. По-моему, здесь мы имеем совершенно ошибочную постановку вопроса. Дело в том, что когда мы имеем физиологический градиент, то я совершенно убежден, что это не есть градиент чистой скорости. Точно так же я решительно отмежевываюсь от представлений Чайльда и его последователей, которые говорят, что всякий градиент есть результат предшествующего внешнего воздействия на зародыш. Мне кажется совершенно естественным считать, что градиент физиологической активности является результатом определенных структурных различий, определенных различий в распределении веществ, но при этом, может быть, различий чисто количественных.

Это—главный вопрос, который нужно ставить по отношению к теории физиологических градиентов. Если мы поставим такой во-

прос: можно ли изменить дифференцировку, изменяя лишь относительную интенсивность процессов обмена веществ, то мы должны ответить, что несомненно можно. Ответ дается температурным воздействием. Неравномерное температурное воздействие на зародыш (обогревание в одной части и охлаждение в другой) вызывает перераспределение процессов, передифференцировки процессов. Я обосновываюсь не только на опытах Джилькриста, но и на всех других опытах с температурными градиентами, на опытах и Гексли и Фохта, в особенности на опытах Фохта, потому что Фохт строго доказал при помощи витальной покраски, что мы имеем в температурных опытах перераспределение материала, из которого отдельные органы должны развизаться при обычном течении процесса.

Возвращаясь к индуцирующему веществу и воздействию индуктора, мы можем сделать такой вывод, что индуктор вообще является центром, повышающим интенсивность физиологических процессов, и что действие индуцирующего вещества, в том числе и открытого Нидгемом, сводится к локальному повышению физиологической активности ткани зародыша. С этой точки зрения вполне возможно думать, что таким индуцирующим веществом окажутся очень многие вещества, которые будут иметь лишь один общий признак — признак повышения физиологической активности.

Я рассматривал до сих пор вопросы в системе бипотентной, в которой мы имеем дело с двумя различными формообразованиями, связанными с высоким и низким уровнем физиологического градиента. Можно распространить эту аргументацию на такую систему, в которой мы имеем несколько потенций. Достаточно было бы доказать, что каждая потенция реализуется на определенном уровне шкалы физиологического градиента. Всякое сложное формообразование, несомненно, может быть подвергнуто тому же объяснению, как и объяснение формообразования в бипотентных системах.

В этой связи должно быть объяснено явление региональной структуры, в частности в явлениях индукции конечностей. Мне представляется вполне возможным объяснить симметрию получаемых конечностей градиентом физиологической активности, выражающейся в образовании конечностей. В отношении конечностей активность морфогенетического процесса дает совершенно определенный градиент; в то же время мы видим, что индуцированная конечность выявляет совершенно определенную полярность, противоположную нормальной полярности. Я не могу детализировать этот аргумент, но другой случай может быть более понятен — это с региональной структурой индуцированных нервных трубок. Мы знаем, что индуцированным нервным зачатком могут быть либо головной мозг, либо спинной мозг, причем тут наблюдается такая занятная картина, что в передней части зародыша индуцируется всегда только головной мозг,

в задней же части индуцируется: головными организаторами — голова, а туловищными организаторами — спинной мозг.

Мне кажется, что вполне возможно объяснить это явление опять-таки градиентами, которые имеются, с одной стороны, в эктодерме, с другой — в хордомезодерме. Есть ли у нас вообще основание считать, что такой градиент существует? Он непосредственно доказан работами Белями с дифференциальной чувствительностью. При трансплантациях мы имеем такую картину, что всякая индукция в районе высокого полюса эктодермального градиента дает мозг; в районе низкой части эктодермального градиента, в туловищной части, высокий полюс хордомезодермального градиента дает головной мозг, низкий полюс — спинной мозг. Таким образом, эти явления региональности при пересаживании различных индукторов укладываются в такого рода объяснение. Но особенно занятным является использование с данной точки зрения опыта Хола, который при других толкованиях остается до некоторой степени таинственным. Опыт Хола состоял в том, что он заменил нормальную хордомезодермальную переднюю часть зародыша задней частью зародыша и наоборот, причем замена производилась на ранней стадии развития, еще во время гаструляции.

Оказалось, что туловищный организатор, заменивший головной организатор, привел к тому, что на месте головы образовалось нечто, напоминающее спинной мозг. Наоборот, когда был пересажен головной организатор на место туловищного организатора, то не получилось двух голов, а получился совершенно нормальный зародыш. Всякие попытки объяснения этого с точки зрения специфического действия индукторов будут всегда затруднительными, а с точки зрения градиентов объяснение дается само собой. Ясно, что головной конец трансплантированный, ослабленный самой операцией, окажется слабее, чем головной организатор хозяина зародыша, т. е. головной организатор пересаженный по отношению к головному организатору хозяина окажется низким полюсом градиента. В этом случае мы не можем ждать ничего иного, как образования нормального зародыша.

Таким образом, в одном случае, как с конечностью, региональность, выраженная в полярности новообразования, зависит от градиента, находящегося в формообразовательном материале; в других случаях мы видим, что региональность определяется в равной мере и градиентом, имеющимся в материале, и градиентом, имеющимся в индукторе. Мы видим, что разнообразие в результатах действия индукторов возникает в силу того, что свойство самого материала зародыша непрерывно изменяется, он приобретает новые формообразовательные тенденции. По мере расчленения зародыша на разные системы индуктивные воздействия в разных участках зародыша дают разный эффект. Даже в одной и той же системе один и тот же ин-

дуктор, но имеющий градиент, дает набор разных индуцированных образований, каждое из которых располагается на соответствующем уровне градиента, создавшегося в результате действия индуктора.

В заключение я хочу еще разобрать очень важный и существенный вопрос о том, какова роль индуктора в нормальном развитии. Дело в том, что неоднократно высказывался взгляд, что в то время как в опытах, в экспериментах, при нарушениях вступает в действие механизм индукции, механизм взаимодействия, механизм регуляторный, в нормальном развитии индуктор не действует, а развитие происходит путем самодифференцировки частей. Это — фохтовская точка зрения.

Для того чтобы ответить на вопрос, какова роль индуктора в нормальном развитии, нам необходимо рассмотреть соотношение между индуктором и другими частями зародыша. Соотношения эти складываются таким образом: в эксперименте индуктор — это нечто внешнее, нечто такое, что мы приносим в систему, что вызывает изменения в материале, на который мы даем этому индуктору воздействовать. Что же такое индуктор в норме с точки зрения теории физиологических градиентов? Индуктор в норме это есть часть системы, ее неотъемлемая часть; это — высокий полюс градиента, который является высоким потому, что есть более низкий, он является только относительно более высоким. То, что индуктор является частью системы, то, что индуктор является определяющим лишь в отношении к определяемому,— это легко может быть доказано экспериментальными данными. Мы действительно видим, что индуктор не только определяет, но и сам определяется.

В первичном организаторе, когда мы имеем момент взаимодействия крыши первичной кишки и эктодермы гаструлы, индуктор отделен от материала. Но в более ранний момент гаструляции, когда действие индуктора определяет расчленение бластодермы на эктодерму и хордомезодерму, индуктор и пространственно резко не отделен от реагирующего материала. Они — части сплошного слоя, но только часть этого слоя инвагинирует, а часть остается снаружи. Мы можем прямо сказать, что граница между эктодермой и хордомезодермой определяется не только индуктором, но и остальными частями. В опытах, которые были произведены с удалением значительной части эктодермы на ранней стадии зародыша, мезодерма заменяла эктодерму, превращаясь в последнюю. Наоборот, части эктодермы, пересаженные в район высокого полюса градиента, превращаются в хордомезодерму. Тут наличие того или иного количества материала с высокой физиологической активностью и с низкой физиологической активностью определяет в конечном итоге границу между тем или иным зачатком. Рассмотрим другой случай, казалось бы, в высокой

степени доказывающий роль индуктора как чего-то внешнего. Возьмем индукцию хрусталика глазным бокалом. Казалось бы, в данном случае не может быть никакого сомнения, что здесь индуктор является внешним по отношению к реагирующему материалу, а между тем мы должны здесь быть чрезвычайно осторожны, потому что мы знаем, что глазной бокал может образовать хрусталик из собственного материала. Значит, система развития глаза с бокалом и с хрусталиком есть единая система. Включите в эту систему кожную эктодерму,— она вам даст хрусталик, а глазной пузырь даст только ретину; выключите кожную эктодерму — и глазной пузырь даст и ретину и хрусталик.

Таким образом, мы видим, что действительно воздействующие и воздействуемые являются частями одной системы, которые, в сущности, являются взаимодействующими между собой.

Значит, та картина, что индуктор является чем-то внешним, является результатом методики исследования, но в то же время результатом, основанным на действительных соотношениях взаимодействия частей.

Совершенно специализированный вопрос — это вопрос о так называемом двойном обеспечении. Это — вопрос, который дает бесконечное количество поводов для финалистического понимания явлений развития. Двойное обеспечение состоит в том, что один и тот же орган у одного и того же организма может развиваться либо в результате индукции либо в результате самодифференцировки нормального зачатка. Один из способов оказывается лишним, сделанным прозапас.

С этим вопросом двойного обеспечения некоторые разделываются чрезвычайно легко. Гольтфретер просто отрицает это двойное обеспечение, но если мы даже поверим всей его аргументации, которая мне кажется еще не окончательной, то все же мы имеем безусловно случаи, напоминающие нам о двойном обеспечении. Во-первых, в развитии хрусталика образование лентоида может происходить и без индукции. Наконец, в моих опытах с конечностью мы снова имеем картину, напоминающую двойное обеспечение. Конечность развивается нормально и без индуктора, и в то же время добавочную конечность можно индуцировать.

Я здесь хочу отметить, что, с точки зрения теории физиологических градиентов, двойного обеспечения не существует, не существует самого зерна для финалистического толкования двойного обеспечения, не существует двух путей к одной и той же цели.

Дело в том, что при самодифференцировке и при индукции дело, в сущности, сводится к наличию известного повышения физиологической активности в определенной части определенной системы. В местах нормальных конечностей ситуация высокого полюса градиента

существует в нормальном развитии; в других частях мы можем вызвать такую ситуацию искусственным повышением физиологической активности. Мы имеем и там и здесь один и тот же модус развития. Индуктор, повышая физиологическую активность в материале, создает ситуацию, могущую существовать в некоторых других частях той же системы и без индуктора, причем нужно сказать, что, вероятно, в огромном большинстве таких систем действительно существует градиент, значит существует высокий полюс, значит мы можем ожидать явления самодифференцировки.

Я сформулирую только некоторые задачи, которые стоят перед исследователями в области индукции. Первая задача — несомненно, работа над индуцирующими веществами. Совершенно необходимо, чтобы индуцирующие вещества были изучены до конца, было до конца выявлено, какие вещества являются индуцирующими, какие вещества, находящиеся в зародыше, индуцируют, имеем ли мы дело с одним веществом или несколькими веществами. Дальше, когда мы узнаем, какие вещества имеются, возникает вопрос дозировки вещества. Может быть, различные дозы одного и того же воздействия могут создать самые разнообразные дифференцировки. Изучение индуцирующего вещества является задачей физиологов. Что должен делать механик развития с более морфологическим уклоном? Поскольку специфика индуктивного воздействия, оказывается, производится самой системой, то, для того чтобы иметь возможность получать тот или иной эффект, получать от организма ту или иную желаемую дифференцировку, необходимо знать конкретно самую систему, необходимо знать распределение в этой системе ее способности, знать запас ее формообразовательных способностей. Ясно, что это — одна из непосредственных задач, чисто эмпирическая. Для того же, чтобы к ней не подходить вслепую, необходима дальнейшая разработка представлений о самих системах и о тех изменениях, которые эти системы переживают в процессе развития.

Отдел механики развития
Института зоологии и биологии.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
15. III. 1937.

B. I. BALINSKY. THE PROCESSES OF INDUCTION IN EMBRYONIC DEVELOPMENT

SUMMARY

One of the chief attainments of the developmental mechanics is the establishment of the principle of the interaction of parts of the embryo during development. This principle is of the greatest significance in overthrowing both the preformistic and the vitalistic theories of deve-

lopment. Embryonic induction is one of the principal forms of the interaction of parts, that take place during development of the embryo.

Recent investigations have shown that the means by which an inductor acts on the surrounding material is very simple: it is an emission of a certain chemical substance or substances. This shows that there is nothing mystical or vitalistic in the action of an «organizer», but on the other hand this shows very clearly that an analysis of the means of action of an inductor does not suffice to explain the process of development of a complex system out of a relatively simply organized egg.

It is still more necessary to investigate the system in which the inductor acts, for solely in this system the «inductive substance» becomes a factor of progressive development.

First of all it is necessary to investigate the inter-relations between the inductor and the formative material on which the inductor acts. An investigation of the induction of supernumerary limbs, made by the author, as well as data on the induction of other organs, given by other investigators, show that the action of an inductor is not specific for the development of a certain organ. The same inductor may induce different organs and the same organ may be induced by different inductors. This shows that the specificness of an induced organ is primarily a result of qualities of the material on which the inductor acts. The induction of every organ is possible only in a certain restricted material. The time of development of the induced organ is also determined by the material on which the inductor acts and which at every given time is capable of producing only certain organs. During development the systems capable for the formation of certain organs, as they realize their formative tendencies, become subdivided into more restricted systems whose developmental tendencies are also more limited.

Every formative system is characterized by at least two alternating developmental tendencies (for instance: bodyside and limb, skin ectoderm and neural plate). The inductor takes part in the realization of one of the developmental tendencies, while the other tendency is realized in the absence of an inductor. The inductor is thus a factor that plays a part in the segregation and spatial distribution of developmental tendencies, and in this way becomes also a factor of progressive differentiation.

Now, the developmental tendency that is realized in the presence of an inductor is invariably the one of the two tendencies of a system, that is connected with a greater, higher, more intensive differentiation. As it is very probable that a higher differentiation is connected with a higher physiological activity, we come from a new point of view to the same result, that is formulated by the theory of physiological gra-

dients of Child. According to this theory the inductor represents a center of high physiological activity and its action consists mainly in the establishment of a gradient of physiological activity around this center. We do not think that an inductor is nothing else than a region of high activity. This high activity is shurely a result of differences in the constitution of the material of an inductor. But then these differences may be only quantitative and, what is most important, the future differentiation is dependent on the differences in the physiological activity.

The differences in physiological activity may be important not only for the realization of two chief developmental tendencies of a system, but also for the further differentiation in the organs that are produced. It is possible to assume that every structure is laid down at a certain relative level of a physiological gradient. In this way may be easily explained the origin of polarity, symmetry and regional differences in induced organs.

On the other hand, the differences of physiological activity in a formative system may be so great that even without an inductor the activity, at a certain point, may reach a relative level at which the higher developmental tendency of a system is realized. In this way the phenomenon of «double insurance» receives a simple and non theleological explanation.

To understand clearly the role of induction in embryonic development, it must be taken into account that although in the transplantation experiment an inductor is brought into a developmental system from without and acts as an external factor, in normal development an inductor is part of the developmental system, and the inter-relations of inductor and material are those of interaction in which the inductor may be both determining and determined at the same time.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS
Classe des sciences mathématiques et naturelles
Отделение математических и естественных наук

Д. П. ФИЛАТОВ

ЗНАЧЕНИЕ ОПЫТА ДЛЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКИ ОРГАНОВ И ИХ ГОМОЛОГИЗИРОВАНИЯ

(*Представлено академиком* **И. И. Шмальгаузеном**)

При изучении эволюции типов большое значение уделяется установлению гомологий между органами и их закладками, поскольку гомология дает нам право устанавливать общность их происхождения. Этот метод общего гомологизирования оказал большую услугу для развития типологической и сравнительной морфологии. В связи с развитием экспериментальной эмбриологии возникла необходимость определить значение и эксперимента в установлении гомологий. Наиболее крайние представители сравнительной морфологии еще и до сих пор высказываются отрицательно по отношению к механике развития в разрешении проблем гомологии. В своей краткой статье Д. П. Филатов прежде всего устанавливает, что для морфологической характеристики органа имеют значение не только стадия его окончательного формирования, но и стадии его закладки и даже стадии, предшествующие закладке. Это положение о значении ранних стадий для гомологии доказывается примерами. Одновременно в статье разбираются те возражения, которые делаются представителями школ исторической морфологии против механики развития, как области, с помощью которой можно изучить исторический процесс.

В судьбе понятия «гомология» можно отметить некоторые моменты, общие для истории тех основных понятий, которые оказываются тесно связанными с определенным направлением и определенным методом. При изменении последних, естественно, наступает необходимость в изменении содержания понятий, и окажется ли при этом возможным сохранить старые термины, или же изменение содержания понятия будет настолько глубоким, что исчезнет всякий смысл в сохранении старой терминологии,— это зависит от особенностей каждого случая.

Понятие «гомология», установленное в своем первоначальном значении к полозине XIX века во время господства типологической, или идеалистической, морфологии, имело вполне определенное значение и применялось в исследовании при достаточно точных критериях, обеспечивающих правильность этого применения. Оно возникло в процессе изучения типов, в процессе детального разбора их конструкции по морфологическим изменениям, наблюдаемым у различных

представителей, и в нем выразился некоторый итог такого изучения, согласно которому изменение соответствующих друг другу органов при переходе от одних животных к другим не сопровождается изменением их топографического отношения к остальным органам. В связи с этим обобщением гомологичными органами в пределах типологической морфологии стали называться органы, одинаковые по их отношению к другим органам, и гомологизация, таким образом, подытоживала в определенном смысле сравнительно-анатомическое исследование животных, принадлежащих к одному типу.

С развитием и распространением эволюционного учения изменились границы и цели морфологического исследования, в результате чего и понятие «гомология» должно было изменить свое содержание. Закономерности строения взрослых форм сами по себе перестали быть единственной целью исследования, и явилось стремление выяснить происхождение органов, связав их состояния, наблюдаемого в настоящее время, с первичным состоянием у предков. Гомологичными органами представители исторической морфологии стали называть такие органы, которые можно было свести к одному общему исходному состоянию у предка. Таким образом, содержание понятия «гомология» изменилось; цели, пути и самый материал исследования тоже изменились, но термин удержался, хотя об этом многие десятилетия велись и продолжают вестись споры.

В большинстве случаев гомологи, установленные по методу типологической морфологии, совпадают с гомологами исторической морфологии; крыло птицы оказывается гомологичным передней ноге млекопитающего и согласно исследованию первой и согласно исследованию второй. Если бы такое совпадение имело место всегда, то изменения, внесенные эволюционным направлением, сводились бы к установлению новых признаков у типологических гомологов и являлись бы расширением старого учения о гомологии, сущность которого можно было бы формулировать таким образом: два органа, сходные у двух взрослых представителей типа по своему положению и по отношению к остальным органам, всегда могут быть сведены к одному общему состоянию у предка; такие органы будут гомологами. Две части приведенной формулировки можно было бы расположить и в обратном порядке: два органа, которые можно свести к общей закладке у предка, имеют у взрослых сходные отношения к другим органам. Однако оказалось, что такое сосуществование двух признаков одинакового положения у взрослых и происхождения из общего корня необязательно. Случается, что одни и те же органы во время онтогенеза смещаются у одних представителей, а у других — сохраняют эмбриональное положение, и на основании анатомического исследования может оказаться невозможным признать их за гомологи, тогда как, с точки зрения исторической морфологии, гомо-

логия здесь будет вне сомнения. Такого рода противоречия однако еще не имеют принципиального значения, так как типологическая морфология, в лице своих современных представителей (Неф), признает коррегирующую роль эмбриологических данных на том основании, что на невзрослых стадиях лучше сохраняется типичное положение органа. Но существуют случаи и более глубоких противоречий — случаи, которые заставляют искать поправок уже к выводам исторического направления.

Установив, в качестве условия гомологичности двух органов двух представителей определенных групп, происхождение этих органов от соответствующего органа общего предка, историческая морфология оказалась вынужденной во многих случаях вместо палеонтологического материала, вследствие его недостаточности, пользоваться данными эмбриологии, и здесь ей пришлось встретиться с целым рядом затруднений.

Общей основой этих затруднений является, повидимому, то обстоятельство, что в онтогенезе, по принятому мнению, осуществляются две тенденции, ограничивающие одна другую; одна из них — повторение ряда стадий, принадлежащих предкам, другая — эволюция самого онтогенеза, приспособление его к условиям осуществления унаследованных признаков в краткий срок индивидуального развития.

В зависимости от этого эмбриональная история одних и тех же органов различных представителей может оказаться измененной в различной мере и не дать ожидаемых от нее сведений для установления гомологии таких органов. В дальнейшем будут приведены некоторые примеры таких случаев. Те трудности, которые они представляют для исторического исследования, неодинаковы; в одних случаях эмбриологический анализ оказывается в состоянии доказать второстепенность тех явлений, которые являются причиной несходства; в других — он не может это сделать, и однако иногда, несмотря на противопоказание эмбриологии, все-таки приходится признавать гомологичность исследуемых органов, но уже на основании других окольных указаний и допущений. Почему, например, брюшные плавники некоторых рыб располагаются близ грудных, а не в задней части тела? Потому ли, что они негомологичны брюшным плавникам других рыб, расположенным позади, и происхождение их иное, или же потому, что при единстве происхождения их эмбриональное развитие настолько изменено, что положение их оказывается совершенно иным. Развитие некоторых рыб показывает, что их брюшные плавники приобретают переднее положение благодаря переползанию их закладок из заднего, типичного положения вперед. Здесь дело ясно: такие, находящиеся у взрослой рыбы в атипичном положении плавники приобрели его вторично и должны быть признаны гомологами брюшным плавником большинства рыб, располо-

женным в задней части тела. Но есть и такие рыбы (окунь), развитие которых не дает никакого указания на перемещение брюшных плавников, а последние с самого начала оказываются заложенными вблизи грудных. В этом и в подобных этому случаях сделать определенный вывод оказывается труднее. Положение у взрослой формы и эмбриональное развитие не позволяют гомологизировать оба вида брюшных плавников между собой; но общие сравнительно-анатомические и палингенетические данные о рыбах говорят за то, что эти плавники все-таки гомологичны, к каковому выводу, нужно думать, и склоняется большинство морфологов, допуская, что онтогенез смещенных брюшных плавников изменился таким образом, что связь их закладки с прежним местом стала неуловимой.

С другой стороны, в практике гомологизирования встречаются случаи и противоположные, т. е. такие, где одинаковость эмбриологических данных недостаточна для признания гомологии. Рей-Ланкестер (Ray-Lankester) еще в 1870 г. отметил такую возможность и предложил органы, ведущие свое начало от соответствующего органа общего предка, называть гомогенетичными, а органы, возникающие вследствие действия сходных факторов на сходный материал,— гомопластичными. Мне кажется, хорошим примером гомопластических органов могут служить гребни ящериц Старого и Нового Света. Исторический метод вряд ли может поставить себе задачей отыскание общего исходного органа для параллельно изменяющихся гребней агам и игуан, так как эти гребни возникли в пределах названных семейств, а между тем их развитие, конечно, идет сходным путем.

Таким образом, мы видим, что историческое исследование, связав свой метод с эмбриологией, принуждено однако иногда пренебрегать ее данными, в одних случаях признавая гомологию, несмотря на противопоказание эмбриологических данных, а в других, при параллельном появлении новых органов, наоборот, отрицать гомологию органов, несмотря на одинаковость их развития. Другими словами, историческому исследованию приходится корректировать данные эмбриологии данными сравнительной анатомии и палеонтологии.

Мне кажется, что основой этих противоречий является принятое положение, что органы, гомологичные в смысле исторической морфологии, должны иметь гомологичные закладки, что такое соотношение есть правило, а отсутствие его — исключение. Это положение возникло хотя не априорно, но на основании такого фактического материала, который наиболее бросался в глаза. Возможно поэтому, что более детальное исследование путей формообразования показало бы нам, что в возникновении закладок нет ни правил, связывающих характер их возникновения с прародительской формой, ни исключений, а существуют закономерности, которые не могут быть уложены

в русло, оставляемое для них исследователями, исходящими из понятий биогенетического закона и ценогенеза.

Дело в том, что задачи исследования формообразования шире, чем задачи гомологизирования, которые временно сузили первые, дав им одностороннее направление.

Общая цель гомологизирования как в типологическом, так и в историческом периоде морфологии, заключается в стремлении свести наблюдаемое сходство строения к некоторому обобщению, представить это сходство в виде определенной закономерности. Каждое гомологизирование в исследованиях типологической морфологии является утверждением для частного случая общего принципа сохранения органами их места по отношению к целому, несмотря на изменение их формы. То обобщение, на которое опирается гомологизирование в исследованиях исторической морфологии, существенно отличается от первого тем, что оно содержит в себе причинное объяснение сходства, заключающееся в установлении кровного родства для сходных форм сходного строения.

При работах над темой естественной системы животных, поставленной на долгое время впереди всех других тем эволюционной морфологии, главная задача исследователя заключалась в определении места данного животного в системе посредством исследования генезиса его органов. По смыслу биогенетического закона, характер формообразования при развитии органа определяется его происхождением; следовательно, сходство формообразовательных процессов при развитии двух исследуемых органов двух животных, свидетельствуя об единстве их происхождения, объясняется наследованием формообразовательных процессов органа предков, являющегося их общим корнем. Ближе этого историческая морфология к объяснению формообразования не подходит, отмечая из цепи причин только отдаленнейшую — наследственность. Как указано выше, интересы онтогенеза, его эволюция, по принятому мнению, сокращают и меняют отражение в органогенезе филогении органа.

Таким образом, с точки зрения исторической морфологии, формообразование осуществляется под влиянием двух тенденций или двух групп факторов, ограничивающих друг друга, и в нем можно различать черты палингенеза и черты ценогенеза. Однако вряд ли такое представление правильно, и мне кажется, что если мы подойдем ближе к причинам эмбрионального формообразования, то сможем установить в нем вместо двух принципиально различных рядов явлений один, возникающий на одной общей основе наследственности, причем наследуемые явления могут изменяться в различной степени, в зависимости от вариирования факторов наследственных, вариирования влияния окружающих частей зародыша и внешних факторов.

Изменение на этой основе может оказаться настолько значитель-

ным, что органогенезы, сравниваемые у двух близких форм, могут совершенно не дать свидетельства их близости, но более углубленное исследование органогенезов посредством опыта может выяснить, в силу каких изменений факторов, определяющих ту или другую черту органогенеза, возникло наблюдаемое различие. Весьма значительное само по себе, оно может зависеть от несущественных изменений в том аппарате, который определяет соответствующий этап органогенеза. Но может наблюдаться и обратное отношение. Другими словами, при использовании эмбрионального развития органов двух животных для суждения о соотношении путей их филогенетического развития во многих случаях ответ на вопрос дает не исследование закладок в том виде, как они появляются в развитии, а исследование механизма их появления. Но, кроме того, общие итоги механики развития оказывают влияние и на общие основы гомологизирования.

История учений о гомологии изложена за последнее время в обширной статье Германа Фридриха (Kritische Studien zum Wesen des Begriffs der Homologie, Erg. d. Anat. und Entw., Bd. 29, 1932), причем вопрос обсуждается с точки зрения сравнительной морфологии при отрицательном отношении к участию механики развития в разрешении проблем гомологии. Однако крупнейшие представители последнего направления, Ру и Шпеман, держатся противоположного мнения. На взглядах последних авторов в следующей части моей статьи я остановлюсь подробнее. В ней я привожу свои соображения о необходимости использования данных механики развития в суждениях о гомологии и указываю некоторые примеры, подтверждающие мои соображения.

Должны ли данные механики развития входить в морфологическую характеристику органа и учитываться при гомологизировании? Под морфологической характеристикой органа нужно понимать совокупность сведений об его формообразовании на основании эмбриологических и исторических данных. В ней, следовательно, представлена совокупность наших сведений об органе, из которой мы черпаем доводы за или против его гомологичности другим органам в пределах типа, изученным соответствующим образом. Эти сведения получались путем сравнительно-морфологического исследования, но и некоторые данные экспериментального исследования морфогенеза органа могут претендовать на включение их сюда же.

Однако, если мы признаем правильность такого включения, то этого одного будет еще недостаточно для признания за экспериментальными данными значения довода в вопросе гомологизации, так как не все, что входит в морфологическую характеристику, должно обязательно иметь решающее значение для установления гомологий.

Таким образом, по поводу значения данных, получаемых из опыта над морфогенезом органа, возникают два вопроса: 1) должны ли они

относиться к морфологической характеристике органа и 2) в случае положительного ответа на первый вопрос, должны ли они относиться именно к тем признакам характеристики, которые учитываются при гомологизации.

Остановимся сначала на первом вопросе: почему некоторые экспериментальные данные, преимущественно данные, объясняющие возникновение закладки, должны быть включены в морфологическую характеристику органа? Я думаю, что решение вопроса в указанном смысле вытекает из следующих соображений: самые ранние этапы органогенеза, которые учитываются сравнительной морфологией, это — закладки органа, т. е. мобилизация материала, благодаря которой будущий орган обособляется от прочих частей зародыша. Однако такому состоянию будущего органа предшествует другое, при котором его материал не обособлен от соседних частей таким образом, чтобы это было доступно наблюдению, но тем не менее этот материал существует, и в нем происходят изменения, превращающие его в материал закладки, т. е. в материал именно данного органа.

Изменения на этом этапе развития устанавливаются только опытом, но тем не менее этот этап должен быть отнесен к истории органа, так как граница между ним и последующими этапами устанавливается не логическим моментом, требующим его выделения, а чисто формальным, его недоступностью при наблюдении типичного развития. На самом же деле состояние клеточного материала перед превращением в закладку не является во всех случаях индиферентным, а, напротив того, на нем уже бывает отражена специфичность органа, и самое поступление его в закладку происходит различными путями и из различных мест; на основании этого этап до образования закладки должен войти в морфологическую характеристику органа, так как он устанавливает особенности последнего наряду с последующими этапами.

Можно дать параллельные определения стадии образования закладки и стадии, непосредственно ей предшествующие, которые показывают, что сопоставление их, как звеньев процесса формообразования, не несет в себе никакого логического противоречия. Признаки закладки определяются ее формой, ее отношением к соседним частям и происхождением образующего ее материала; при ее образовании некоторая часть клеточного материала мобилизуется из определенного места, определенным образом и становится в определенные отношения к другим закладкам зародыша. На предыдущей стадии та же часть материала в процессе детерминации, под влиянием других частей, приобретает те свойства, благодаря которым осуществляется закладка; материал закладки, таким образом, уже отграничен на стадии, ей предшествующей; он топографически индивидуализирован.

Если положение закладки по отношению к другим частям заро-

дыша считается важным морфологическим признаком органа, то таковым же признаком должно считаться и положение ее презумптивного материала на следующей стадии, которое может не совпадать с положением самой закладки.

Таким образом, нужно считать, что данные опыты, выявляющие нам признаки стадии, предшествующей закладке, должны быть отнесены к морфологической характеристике органов.

Переходим теперь ко второму вопросу: должны ли эти данные опыта играть роль при установлении гомологии, причем здесь имеется в виду гомология по определению исторической, но не типологической морфологии, так как последняя, согласно своему первоначальному пониманию гомологии, конечно, вправе отказаться от данных механики развития. Мы видим уже, что имеется достаточно доводов, чтобы этап органогенеза, непосредственно предшествующий образованию закладки органа, отнести к морфологическим признакам развития, поскольку морфология заключается не только в оформлении, в тесном смысле этого слова, но и в топографических соотношениях.

При гомологизировании из общей суммы признаков формообразования, согласно принципам учения о гомологии, учитываются те, которые указывают на происхождение материала закладки и на ее отношение к окружающим частям. С этой точки зрения стадия, предшествующая появлению закладки в виде обособленного образования, может дать более точные данные, чем сама закладка, указывая пути поступления материала в закладку и первоначальное его положение. Так как эти данные могут быть получены в большинстве случаев только из опыта, то, казалось, было бы естественно включить опыт в методику сравнительно-морфологического исследования. Однако некоторыми представителями сравнительной морфологии были высказаны как-раз противоположные мнения.

Эти мнения были высказаны по поводу появившейся в 1915 г. статьи Шпемана (Zur Ceschichte und Kritik des Begriffs der Homologie, Kultur d. Gegenwart, Bd. 1). В ней автор приводит примеры вольфовской регенерации линзы из края радужины, а также примеры образования линзы под влиянием чаши из туловищного эпителия, в качестве примеров образования органов, которые по всем признакам должны бы считаться гомологичными, но которые в двух рассматриваемых случаях происходят из материалов, не соответствующих друг другу.

В этом примере, если я его правильно понимаю, Шпеман хочет указать на условность существующего учения о гомологии, так как возможна подмена одного из гомологов не-гомологом, обладающим всеми морфологическими признаками гомолога.

Раньше Шпемана по поводу отношения механики раззития к

сравнительной морфологии высказывался Ру (Erg. d. Anat. und Entw., 1892). Он считал, что основные положения, от которых обычно исходят при сравнительно-анатомических исследованиях, по существу покоятся — возможно, что и подсознательно,— на предпосылках каузально-аналитического характера (aut entwicklungsmechanischen Voraussetzungen). Кроме того, в своем словаре терминов на стр. 193 Ру пишет: «Гомологичны, в смысле механики развития, те образования, первое филогенетическое возникновение которых связано с одними и теми же обособлениями зародышевой плазмы и которые, таким образом, могут быть сведены к одним и тем же факторам».

Противоположные мнения были высказаны Нефом (Zur Diskussion des Homologiebegriffs und seiner Anwendung in der Morphologie Biol. Zbl., 1926), Германом Фридрихом (см. выше), Зендерштремом (цитировано по Г. Фридриху) и некоторыми другими. Их возражения сводились к следующему: 1) Для положений, вырабатываемых новыми методами, должны создаваться свои понятия с особой терминологией. 2) Сравнительная морфология имеет дело с нормальным развитием, куда не могут быть отнесены шпемановские линзы. 3) Поступление в гомологичные закладки материала из разных мест не может препятствовать гомологизации закладок на том основании, что материал этот, находясь в разных местах, остается идентичным, так как он морфологически индиферентен.

Эти возражения не производят впечатления доводов, решающих дело; тем не менее мнения Ру и Шпемана были отвергнуты и сравнительными анатомами и эмбриологами.

Мне кажется, что в положениях критиков Шпемана есть слабые места. На их первое положение можно возразить следующее: несомненно, над одним и тем же понятием можно работать двумя методами в тех случаях, когда для первого метода оказывается недоступной та часть материала, которая могла бы изменить и расширить содержание понятия. Ведь для сравнительной морфологии закладка является границей исследования прежде всего в силу технических условий, а раз опыт показывает, что история органа может быть прослежена глубже, чем закладка, то, естественно, эта углубленная история является материалом с теми же самыми правами, как и история после закладки.

Ниже я подробнее остановлюсь на вопросе о значении для гомологизирования данных о стадиях более ранних, чем явственная его закладка, и постараюсь иллюстрировать свои соображения примерами, а теперь перейду к следующим положениям критиков Шпемана. В их втором положении указывается на то, что заключения, основанные на ненормальных случаях, нельзя считать правильными, так как сравнительная морфология имеет дело с нормальным развитием. С формальной стороны такое возражение кажется законным, однако

на это можно взглянуть и с другой точки зрения. Ни Ру, ни Шпеман не называли необычных, возникающих в результате опытов, морфогенезов ненормальными, а всегда только атипичными в виду того, что формообразующий процесс как в типичном случае, так и в в случае, вызванном опытом, нужно считать нормальной реакцией тканей организма, дающей, в зависимости от направленности влияющего фактора, то обычное развитие, то измененное. Таким образом, случаи формообразования, вызванные опытом, хотя и не встречаются в обычном развитии, но могли бы встречаться при несколько изменившихся условиях этого развития. Например, если бы эти условия изменились так, что закладка чаши несколько сместилась и пришла в соприкосновение с другим участком эпителия, это не помешало бы последнему образовать такую же линзу, какая возникла при прежнем положении чаши.

Третье возражение, основанное на том, что клеточный материал, откуда бы он ни взялся, до образования закладки органа является равноценным и морфологически индиферентным, не соответствует действительности. Во многих случаях это бывает так, но в других случаях материал оказывается детерминированным до образования закладки (глаз, сердце и др.), в то время, когда он не выделяется из общего уровня производящей его ткани ни в виде складки, ни в виде утолщения, ни в какой-либо другой форме, характеризующей обособляющуюся закладку. Но он, занимая определенный район и имея определенные границы, находится в определенных топографических отношениях к другим частям зародыша, и эти отношения, согласно теории гомологизирования, вероятно, должны правильнее указывать на положение соответствующего материала у предков, чем отношения на последующих стадиях. Такой материал, мне кажется, нельзя называть морфологически индиферентным. Почему история органа должна делаться объектом морфологии только начиная с закладки, оформление которой весьма часто не несет ничего специфического для будущего органа? Морфологическое значение закладки определяется не ее формой, а ее топографией; форма же часто зависит от временных местных условий, точно так же, как временное значение имеют и очертания ее материала на предыдущей стадии. Весьма похожи, например, пузыреобразные закладки мочевого канальца и линзы, являющиеся в таком виде даже не на самых начальных стадиях; в таких формах, конечно, не предусмотрена форма развивающегося из них органа, и никто не станет утверждать, что именно они имеют филогенетическое значение, а не их положение по отношению к другим частям и их происхождение, т. е. топографические отношения материала, из которых они произошли. Различного рода закладки в виде складок, утолщений, выростов учитываются при гомологизации не с точки зрения их формы, а опять по их происхождению

и отношению к целому. Нечего было бы говорить об этих известных вещах, если бы в разбираемом нами возражении не было указания на «морфологическую индиферентность» материала до образования закладки.

Таким образом, на основании вышеприведенных доводов я думаю, что некоторые данные о формообразовании, полученные из опыта, должны входить в морфологическую характеристику органа и учитываться при гомологизировании. В этом заключается частное значение механики развития для сравнительно-морфологического исследования; сюда относятся случаи, когда экспериментальное исследование оказывается, или случайно или намеренно, продолжением сравнительно-морфологического и выясняет те интересующие исследователя пункты, которые без эксперимента остались бы невыясненными. В этих случаях данные опыта, кроме темы механики развития, служат также теме сравнительной морфологии, но нужно иметь в виду, что при этом механика развития отнюдь не поддерживает и не укрепляет общих принципов последней; вообще она вовсе их не касается, давая только сравнительной морфологии материал, из которого последняя может делать выводы по своему методу.

Но, кроме этого частного значения, существует и общее; механика развития, преследуя свои специальные цели, заключающиеся в установлении закономерности формообразования, подходит близко к основам исторического исследования, поскольку последние связаны с эмбриологией, и дает материал для их критики.

Остановимся сначала на некоторых примерах, которые иллюстрируют частное значение механики развития. Из опытов удаления и пересадки слухового пузырька известно, что скелетная капсула вокруг внутреннего уха образуется под действием пузырька, которое он оказывает на мезенхиму. С другой стороны, из сравнительно-эмбриологического исследования мы знаем, что закладка капсулы не у всех исследованных животных находится в одинаковых отношениях к базальному скелету: у одних она возникает слитно с последним, у других отдельно от него. В слитности и раздельности закладок сравнительная морфология видит признак, на основании которого можно строить заключения о филогенезе этих закладок, так как их соотношение на начальных стадиях развития указывает на соотношение у исходной формы. Рассматриваемые сами по себе слитность и раздельность являются признаками резкого различия, которое не позволяет сближать между собой форму с одним и форму с другим признаком. Однако значение такого различия должно в наших глазах измениться после того, как становится известным, что слуховая капсула оказывается образованием зависимым, отношения которого к соседним частям определяются положением и свойствами слухового пузырька. Изменение этих отношений

оказывается не пропорциональным изменениям, касающимся последнего; такое резкое изменение, как превращение слитности в раздельность и обратно, может быть представлено как результат ничтожных изменений в положении слухового пузырька. Так, например, небольшое удаление его от базального хряща может вызвать раздельность закладок. Что такого рода изменения не требуют непременно глубоких и медленно наступавших изменений организации, доказывает опыт получения обособленной закладки слуховой капсулы у животного, где типично она закладывается слитно с базальным хрящом. Если у лягушки уменьшить закладку слухового пузырька, благодаря чему он отдалится от базальной закладки (парахордалии), то закладка капсулы будет отделена от последней. Происходит это потому, что, при типичном развитии клетки, капсулы поступают к слуховому пузырьку общей массой от базальной закладки и обусловливают таким путем слитность этих образований, а при увеличении расстояния между слуховым пузырьком и парахордалией его действие перестает достигать парахордальной закладки, клетки начинают поступать к нему из ближайших мест, и, таким образом, закладка капсулы оказывается отделенной от парахордалии.

Нужно думать, что зависимость формообразования скелетной части от влияющего на скелетогенную ткань органа встречается и в других местах зародыша, и там мы можем найти такое же несоответствие между изменениями зависимого образования и изменениями управляющего им органа. Первые, с точки зрения сравнительной морфологии, могут иметь характер важного, решающего признака при сравнительном исследовании, но обусловливающие их изменения в управляющем органе могут носить количественный характер (например, смещение) и вовсе не поддаваться учету сравнительного метода. Таким образом, не зная о зависимости исследуемых образований, т. е. не использовавшись данными о них, добытым опытом, можно пойти ложным путем и приписать их изменениям то значение, которого они не имеют.

В некоторых случаях действительное морфологическое значение органа может быть установлено только опытом. Примером здесь может служить также сравнительная морфология ушной капсулы. Ни эмбриологическое, ни сравнительно-анатомическое исследование не дают нам точных указаний на то, что капсула рыб и капсула четвероногих могли бы быть не строго гомологичными образованиями.

Однако некоторые намеки на это имеются. У щуки, например, на ранних стадиях видно, как сгущенная мезенхима, образующая закладку подвеска (*hyomandibulare*), окутывает снизу слуховой пузырек, как бы образуя закладку нижней части будущей капсулы (Филатов, Труды по динамике раззития, т. X, 1935); у лягушки же такое участие

второй дуги в образовании капсулы мало вероятно, благодаря позднему образованию ее верхней части, возможно, превращающейся в слуховую косточку (*plectrum*). Опыт хорошо подтверждает существование такого различия. Когда мы удаляем слуховой пузырек у лягушки, капсула не образуется вовсе, но когда мы делаем ту же операцию на рыбах, то на месте слуховой капсулы образуется хрящ; у осетровых — бóльших, у костистых — меньших размеров; к этому хрящу причленяется подвесок так, как он причленялся бы к капсуле. У лягушки после удаления слухового пузырька слуховая косточка, соответствующая подвеску рыб, тоже образуется, но остатка слуховой капсулы, к которому она могла бы причленяться, здесь нет [Лютер (Luther), 1924]. Вывод из совокупности данных наблюдения и опыта должен быть такой: разница в результатах удаления слухового пузырька у рыб и у амфибий зависит от того, что в капсулу первых входит материал второй дуги, который охрящевевает независимо от действия слухового пузырька, а у лягушки такого материала в капсуле нет. Морфологически капсула лягушки соответствует капсуле рыб минус некоторая часть второй дуги, которая у рыб входит в состав капсулы, а у лягушки остается вне капсулы, вероятно, в виде части слуховой косточки.

Приведенные случаи нужно рассматривать как примеры частного значения механики развития, где она устанавливает такие признаки формообразования, которые могут быть использованы сравнительной морфологией. Но, помимо этого частного значения, экспериментальное направление находится на пути к тому, чтобы осветить иначе, со своей точки зрения, самые основы эволюционной морфологии, поскольку они опираются на эмбриологию, и оказать общее влияние на ее метод.

Возможность общего влияния определяется тем, что в теоретическую основу метода эволюционной морфологии входит момент, находящийся в ведении механики развития, именно: момент каузального объяснения формообразования. Типологическая морфология строит свой метод, как указано выше, на иных основах, и ее пути не перекрещиваются с путями механики развития. Но морфология эволюционная, чтобы узаконить при гомологизировании пользование эмбриональным материалом, ставит вопрос о происхождении сходств в эмбриональном формообразовании и объясняет эти сходства наследованием формообразовательных процессов от общего корня. Почему при развитии позвоночников различных форм непременно появляется хорда? Потому, что формообразование всякого позвоночника унаследовано от формообразования осевого, состоящего из хорды скелета общего предка, в онтогенезе которого, конечно, должна была фигурировать хорда. Таким образом, создавалась предпосылка для пользования сходствами онтогенезов при гомологизировании.

Поскольку механика развития вопрос о формообразовании ставит шире, не связывая его с филогенией, а стараясь выяснить общие закономерности формообразования, может случиться, что она сделает излишним объяснение сходств в онтогенезах, даваемое сравнительной морфологией.

Мне кажется, теперь, на основании экспериментального исследования онтогенезов, а отчасти и наблюдений (Крыжановский, Филатов, Roux' Archiv, 1930), мы можем сделать заключение о большей амплитуде изменчивости органогенезов, чем это предполагалось раньше. При исследовании различного рода формообразований оказывается, что сходные органы у разных представителей могут развиваться при несходных взаимоотношениях тех источников, которые принимают участие в их образовании. Это несходство может касаться и материалов, как, например, в приведенном выше случае образования капсулы, и влияющих на материал факторов, как, например, при развитии легкого по опытам Машковцева (Труды лабор. эволюц. морфологии, т. II, 1935). Существуют и другие примеры, которые приведены в моих вышеуказанных статьях 1930 и 1935 гг. Мне кажется, результаты этих исследований можно обобщить в такой форме: механика развития органогенезов дает основание думать, что сходные образования могут возникать различными путями, что конечный результат оказывается консервативнее, чем конструкция того аппарата, который к нему приводит. Система соотношения частей в развивающемся зародыше должна представляться, на основании этого положения, неустойчивой в своих подробностях и давать не одну, а несколько возможностей для воспроизведения органа в онтогенез. Если, несмотря на это, органогенезы сходных органов оказываются большей частью сходными в своих главнейших чертах, то это стоит в связи с другим обобщением механики развития, в настоящее время уже общепринятым: развитие органов в онтогенезе осуществляется при детерминирующем влиянии одних частей на другие; всякий орган проходит через процесс детерминации. Следовательно, многие органы несут необходимые функции не только во взрослом состоянии, но и у зародыша, где они определяют развитие других частей. Если такой орган потеряет свое значение у взрослого, то он все-таки должен сохраниться в онтогенезе. С этой точки зрения Кольцов (Биолог. журнал, т. III, 1934) объясняет сохранение в онтогенезе высших животных таких закладок, как хорда или жаберные щели. Закладка хорды на ранних стадиях вместе с частью мезодермы детерминирует закладку нервной системы, и в этой роли она оказывается необходимой в онтогенезе и в тех случаях, когда у взрослого не сохраняется. На более поздних стадиях, может быть, хорде мешает исчезнуть то обстоятельство, что

она является организатором окончательного осевого скелета. Жаберные щели удерживаются в развитии у утративших жаберное дыхание животных потому, что они дают материал для образования желез и, по всей вероятности, в своем эмбриональном состоянии влияют организующим образом на окружающие части.

Мне кажется, что приведенные соображения дают более точное и близкое объяснение явлениям, обобщенным под названием биогенетического закона, и те основания, которыми утверждается возможность по сходству эмбриональных стадий делать выводы о гомологии (происхождение от общего корня), утрачивают свою прочность.

Таким образом, данные механики развития, удлиняющие историю органа стадиями, предшествующими закладке, прибавляют этим новый материал к морфологической характеристике органа и в некоторых случаях могут быть приняты сравнительной морфологией как доводы при гомологизировании. В этом заключается частное значение механики развития для сравнительной морфологии. Но из всей совокупности экспериментальных данных следуют выводы, благодаря которым подвергаются критике самые основы гомологизирования по данным эмбриологии. Это — общее значение механики развития для сравнительно-морфологического метода, поскольку он базируется на эмбриологии.

Институт экспериментального морфогенеза
Наркомпроса.
Москва.

Поступило
15. III. 1937.

D. P. FILATOW. BEDEUTUNG DES VERSUCHS FÜR DIE MORPHOLOGISCHE CHARAKTERISTIK DER ORGANE UND IHRE HOMOLOGISIERUNG

ZUSAMMENFASSUNG

Die Homologisierung zweier Organe zweier zu demselben Typus gehörender Tiere ist immer eine an einem einzelnen Beispiel gewonnene Bestätigung eines gewissen allgemeinen, der morphologischen Wissenschaft zu Grunde liegenden Prinzips gewesen und hat zu dessen Detaillierung und weiterer Entwicklung gedient. Gleichzeitig hat sie auch dazu gedient, die Stelle zu bestimmen, welche die untersuchten Formen in dem sich auf den Grundlagen dieses Prinzips aufbauenden System einnehmen.

Im Laufe der Zeit änderte sich zusammen mit der Veränderung des Grundprinzips auch der Begriff der Homologie, wie auch das Ziel und die Wege jener Untersuchungen, deren Schlussfolgerungen entweder die

Bestätigung oder die Verneinung der Homologie zweier miteinander verglichener Organe waren.

Die typologische Morphologie erkennt den Flügel des Vogels und die vordere Extremität der Saugetiere als Homologe an, legt darein aber nicht den Sinn, welchen die Evolutionsmorphologie der Homologisierung zuschreibt. Nach der Fassung der typologischen Morphologie sind diese Organe deswegen homolog, weil sie im Organismus eine durch ihr Verhältnis zu den umgebenden Teilen bestimmte gleiche Lage einnehmen. Die Homologisierung ist in dem gegebenen speziellen Falle auf der allgemeinen These begründet, zu der das Studium des Typus geführt hat und laut welcher die Veränderung der einander entsprechenden Organen bei verschiedenen Tieren nicht von der Veränderung ihres topographischen Verhältnisses begleitet ist. Die Untersuchung der Extremitäten bestätigt hier eine bestimmte Einzelheit des allgemeinen Plans und fördert sein weiteres Stydium.

Mit der Entwicklung und Verbreitung der Evolutionslehre haben sich die Grundlagen und Ziele der morphologischen Untersuchung geändert, weshalb auch der Begriff der Homologie seinen Inhalt ändern musste. Die Gesetzmässigkeiten der erwachsenen Formen haben aufgehört, das einzige Ziel der Untersuchung zu sein, und es entstand das Streben, die Entstehung der Organe aufzuklären, indem man sie bis zu ihrem primären Zustand bei den Vorfahren verfolgte. Die Vertreter der Evolutionsmorphologie begannen solche Organe als homolog zu bezeichnen, die bis zu einem gemeinsamen Ausgangszustand bei den Vorfahren verfolgt werden können. Die morphologische Untersuchung, die sich dieses Ziel gesetzt hat, bedient sich zur Erreichung desselben ausser vergleichend anatomischen und paläontologischen, auch embryologischen Materials. Die embryologischen Beweise werden deshalb in Betracht gezogen, weil nach dem Sinne des biogenetischen Gesetzes von den Vorfahren nicht nur die Organe, sondern auch deren Ontogenese ererbt wird. Folglich müssen, oder besser gesagt, können die Ähnlichkeiten bei der embryonalen Entwicklung auf den gemeinsamen Ursprung der untersuchten Organe hinweisen und bei der Homologisierung in Betracht gezogen werden.

Somit bringt die Evolutionsmorphologie, indem sie eine gemeinsame Grundlage für die Homologisierung feststellt, im Gegensatz zur typologischen Morphologie eine Erklärung für den Prozess der Formenbildung, da sie eine Abhängigkeit der bei diesen Prozessen beobachteten Ähnlichkeiten von der Wirkung der ähnlichen ererbten Faktoren feststellt. Infolgedessen ist in die Begründung der Methodik der vergleichenden Morphologie ein Moment hinzugekommen, das der Entwicklungsmechanik angehört, und zwar die kausale Erklärung der Formenbildung, wodurch eine Kritik der Thesen der vergleichenden Morphologie vom Standpunkt der Entwicklungsmechanik möglich geworden ist.

Über die Wechselbeziehungen dieser Wissenschaften hat sich Roux geäussert. Er ist der Ansicht, dass die Grundthesen, von denen man bei vergleichendanatomischen Untersuchungen ausgeht, im wesentlichen auf entwicklungsmechanischen Voraussetzungen beruhen (Ergebnisse der Anatomie und Entw., 1892) und schreibt ausserdem in seiner «Terminologie der Entwicklungsmechanik», dass im Sinne der Entwicklungsmechanik diejenigen Bildungen homolog sind, deren phylogenetische Entstehung mit den gleichen Veränderungen des Keimplasmas verbunden ist und die auf diese Weise auf ein und dieselben Faktoren zurückgeführt werden können. Später führt Spemann die Regeneration der Linse aus dem Rande des Bechers, wie auch die unter dem Einfluss des Bechers vor sich gehende Bildung der Linse aus dem Rumpfepithel als Beispiele der Bildung von Organen an, welche allen Merkmalen nach als der typischen Linse homolog angesehen werden müssen, jedoch aus ganz anderem Material entstehen. Mit diesem Beispiel will Spemann, wenn ich ihn recht verstehe, auf die Unzulänglichkeit der modernen Homologielehre hinweisen, da das eine der Homologe durch ein Nichthomolog ersetzt werden kann, welches alle Merkmale des Homologs besitzt.

Andrerseits lehnen die Vertreter der vergleichenden Morphologie entschieden die Möglichkeit einer Einmischung und Kritik von seiten der Entwicklungsmechanik ab.

Ich denke, dass die Bedeutung der Entwicklungsmechanik für die vergleichend-morphologische Untersuchung speziell und allgemein sein kann. Speziell ist die Bedeutung, wenn die experimentelle Untersuchung, entweder zufällig oder beabsichtigt die Fortsetzung der vergleichendmorphologischen ist und jene den Forscher interessierenden Punkte aufklärt, die ohne Experiment unaufgeklärt bleiben würden. Dazu gehören meistenteils die Fälle, wo mittels Experiments das Verhältnis der Quellen der Anlagebildung im vorhergehenden Stadium festgestellt und somit die Geschichte der Morphogenese des Organs verlängert wird. Jedoch gibt es ausser dieser speziellen auch eine allgemeine Bedeutung. Die Entwicklungsmechanik tritt, indem sie ihre besondern, in der Feststellung der Gesetzmässigkeiten der Formbildung bestehenden Ziele verfolgt, nahe an die Grundlagen der historischen Forschung heran, insofern diese Grundlagen mit der Embryologie verbunden sind, und liefert Material zu deren Kritik.

Wir wollen uns zuerst bei einigen, die spezielle Bedeutung der Entwicklungsmechanik charakterisierenden Beispielen aufhalten. Aus den Versuchen mit der Entfernung und Umpflanzung des Ohrenbläschens ist es bekannt, dass die Skelettkapsel um das innere Ohr sich unter der von dem Bläschen auf das Mesenchym ausgeübten Wirkung bildet. Andrerseits wissen wir aus einer vergleichend embryologischen Untersuchung, dass die Anlage der Kapsel nicht bei allen untersuchten Tieren im

gleichen Verhältnis zum basalen Skelett steht: bei den einen entsteht sie vereint mit denselben; bei den andern getrennt. In der Einheit und Getrenntheit der Anlagen ersieht die vergleichende Morphologie ein Merkmal, auf Grund dessen Schlüsse auf die Phylogenese dieser Anlagen gezogen werden können, weil ihr gegenseitiges Verhältnis in den Anfangsstadien der Entwicklung auf das Verhältnis bei der Ausgangsform hinweist. Für sich betrachtet sind die Einheit und Getrenntheit, Merkmale von schroffer Verschiedenheit, die keine Annäherung zwischen der Form mit dem einen und Form mit dem andern Merkmal zulässt. Jedoch muss sich die Bedeutung eines solchen Unterschieds in unsern Augen ändern, wenn es bekannt wird, dass die Ohrenkapsel sich als eine abhängige Bildung erweist, deren Verhältnis zu den benachbarten Teilen durch die Lage und die Eigenschaften des Ohrenbläschens bestimmt wird.

Die Veränderung dieses Verhältnisses erweist sich den das letztere betreffenden Veränderungen nicht proportional; eine so schroffe Veränderung, wie die Umwandlung der Einheit in eine Getrenntheit und umgekehrt, kann als Resultat geringer Veränderungen in der Lage des Ohrenbläschens dargestellt werden. So kann z. B. eine kleine Entfernung desselben vom basalen Knorpel die Getrenntheit der Anlagen hervorrufen. Dass eine solche Veränderung nicht durchaus tiefgehende und langsam eintretende Veränderungen der Organisation erfordert, beweist der Versuch der Gewinnung einer abgesonderten Anlage der Ohrenkapsel bei einem Tier, bei welchem sie typisch als vereint mit dem basalen Knorpel vorkomm. Verkleinert man beim Frosch die Anlage des Ohrenbläschens, wodurch es sich von der basalen Anlage (Parachordale) entfernt, so wird die Anlage der Kapsel von der letzteren getrennt. Dies geschieht daher, dass bei der typischen Entwicklung die Zellen der Kapsel von der basalen Anlage an das Ohrenbläschen herantreten und dadurch eine Einheit dieser Bildungen bedingen, während bei der Vergrösserung der Entfernung zwischen dem Ohrenbläschen und der Parachordale seine Wirkung nicht mehr bis zur Parachordalanlage reicht; die Zellen beginnen aus der nächsten Umgebung an dasselbe heranzutreten und die Anlage der Kapsel erweist sich somit von der Parachordale getrennt.

Man muss annehmen, dass die Abhängigkeit der Formbildung des Skeletteils von dem auf das skelettogene Gewebe wirkenden Organ auch an andern Stellen des Embryos vorkommt, und wie dort ein ebensolches Nichtübereinstimmen zwischen den Veränderungen der abhängigen Bildung und den Veränderungen des dieselbe leitenden Organs Aottfinden kann. Die ersteren können vom Standpunkt der vergleichenden Morphologie bei der vergleichenden Untersuchung den Charakter eines wichtigen, entscheidenden Merkmals tragen, während die sie bedingenden Veränderungen im leitenden Organ einen rein quantitativen Charakter (z. B. Verschiebung) haben können und mittels der vergle-

chenden Methode gar nicht zu bewerten sind. Somit kann man, ohne von der Abhängigkeit der untersuchten Bildungen zu wissen, d. h. ohne die mittels Versuchs darüber gewonnenen Angaben zu benutzen, einen falschen Weg gehen und den Veränderungen eine Bedeutung zuschreiben, die sie nicht haben.

In einigen Fällen kann die tatsächliche morphologische Bedeutung des Organs nur durch Versuch festgestellt werden. Als Beispiel kann hier auch die vergleichende Morphologie der Ohrenkapsel dienen. Weder die embryologische, noch die vergleichende anatomische Untersuchung geben uns genaue Hinweise darauf, dass die Kapsel der Fische und die Kapsel der Vierfüsser keine streng homologischen Bildungen sein könnten. Einige Andeutungen darauf sind jedoch vorhanden. Beim Hecht ist z. B. in den frühen Stadien zu sehen, wie das die Anlage des Hyomandibulare bildende verdichtete Mesenchym von unten das Ohrenbläschen umhüllt, als ob es die Anlage des unteren Teils der künftigen Kapsel bildete (Filatov, Transactions on Dynamics of Development, 1935, v. X, Moscow); beim Frosch hingegen ist eine solche Teilnahme des zweiten Bogens an der Bildung der Kapsel wenig wahrscheinlich wegen der späten Bildung seines oberen Teils, der sich wahrscheinlich in das Plectrum verwandelt. Der Versuch bestätigt das Vorhandensein eines solchen Unterschieds. Entfernt man das Ohrbläschen beim Frosch, so bildet sich überhaupt keine Kapsel, unternimmt man jedoch dieselbe Operation bei Fischen, so bildet sich an der Stelle der Kapsel ein Knorpel, bei den Acipenseriden von grösserer, bei den Knochenfischen von kleinerer Dimension. An diesen Knorpel gliedert sich das Hyomandibulare so an, wie sie sich an die Kapsel angegliedert hätte. Beim Frosch bildet sich nach der Entfernung des Ohrbläschens die dem Hyomandibulare der Fische entsprechende Columella ebenfalls, jedoch gibt es hier keinen Rest der Ohrkapsel, an welchen sie sich angliedern könnte (Luther, 1924). Die Schlussfolgerung aus der Gesamtheit der Beobachtungs- und Versuchsangaben muss folgende sein: Der Unterschied, der sich nach der Entfernung des Ohrenbläschens bei Fischen und Amphibien erweist, hängt davon ab, dass die Kapsel der ersteren Material aus dem zweiten Bogen enthält, das unabhängig von der Wirkung des Ohrenbläschens verknorpelt, während in der Kapsel des Frosches kein solches Material enthalten ist. Morphologisch entspricht die Kapsel des Frosches der Kapsel der Fische ohne einen gewissen Teil des zweiten Bogens, der bei den Fischen einen Bestandteil der Kapsel ausmacht, bei den Fröschen dagegen wahrscheinlich in Form eines Teiles des Plectrums ausserhalb der Kapsel bleibt.

Die angeführten Fälle müssen als Beispiele der speziellen Bedeutung der Entwicklungsmechanik betrachtet werden, durch welche sie solche Merkmale der Formbildung feststellt, die von der vergleichenden Morphologie benutzt werden können. Aber ausser dieser speziellen Bedeu-

tung ist die experimentelle Richtung im Begriff, die eigentlichen Grundlagen der Evolutionsmorphologie, insofern sie sich auf die Embryologie stützen, von ihrem Standpunkt aus anders zu beleuchten und einen allgemeinen Einfluss auf ihre Methode auszuüben.

Die Möglichkeit einer allgemeinen Wirkung wird dadurch erklärt, dass die theoretische Grundlage der Methode der Evolutionsmorphologie ein Moment einschliesst, das der Kompetenz der Entwicklungsmechanik unterliegt, und zwar das Moment der kausalen Erklärung der Formbildung. Wie oben darauf hingewiesen ist, baut die typologische Morphologie ihre Methode auf anderer Grundlage auf und ihre Wege kreuzen sich nicht mit denen der Entwicklungsmechanik. Die Evolutionsmorphologie dagegen wirft, um die Benutzung des embryonalen Materials bei der Homologisierung gesetzmässig zu gestalten, die Frage nach der Entstehung der Ähnlichkeiten in der embryonalen Formbildung auf und erklärt diese Ähnlichkeit durch die Ererbung der formbildenden Prozesse von einer gemeinsamen Stammform. Warum erscheint bei der Entwicklung der Wirbelsäulen verschiedener Formen bestimmt die Chorda? Weil die Formbildung einer jeden Wirbelsäule von der Formbildung des aus einer Chorda bestehenden Achsenskeletts des gemeinsamen Vorfahren ererbt ist, in dessen Ontogenese natürlich die Chorda eine Rolle spielen musste. Somit entstand ein Anhaltspunkt zur Benutzung der Ähnlichkeit der Ontogenesen bei der Homologisierung.

Insofern die Entwicklungsmechanik der Frage der Formbildung weitere Grenzen setzt, indem sie dieselbe nicht mit der Phylogenie verbindet, sondern die allgemeinen Gesetzmässigkeiten der Formbildung aufzuklären sucht, kann es sein, dass sie die von der vergleichenden Morphologie gegebene Erklärung der Ähnlichkeiten der Ontogenese überflüssig machen wird. Mir scheint, dass wir schon jetzt auf Grund der experimentellen Untersuchung der Ontogenese und teilweise auch auf Grund der Beobachtungen (Kryzanowsky, siehe Filatow, Roux' Archiv, 1930) auf eine grössere Amplitude der Veränderlichkeit der Organogenesen schliessen können, als dies früher vorausgesetzt wurde. Bei der Untersuchung von verschiedenen Formbildungen erweist es sich, dass gleiche Organe bei verschiedenen Vertretern sich bei ungleichen Wechselbeziehungen der an ihrer Bildung teilnehmenden Quellen entwickeln können. Diese Ungleichheit kann auch das Material betreffen, wie z. B. in dem oben angeführten Fall der Kapselbildung, wie auch die auf das Material wirkenden Faktoren, z. B. bei der Entwicklung der Lunge laut den Versuchen Maschkovzevs (Maschkovzev, Morph. Jahrb., B. 73, S. 551, 1934). Es gibt noch andere Beispiele, die in meinen oben erwähnten Artikeln von 1930 und 1935 angeführt sind. Mir scheint, die Resultate dieser Untersuchungen könnten folgendermassen zusammengefasst werden: Die Entwicklungsmechanik gibt Grund zu der Annahme, dass gleiche Bildungen bei verschiedenen Tie-

ren auf verschiedenem Wege entstehen können, dass das Endresultat sich konservativer erweist, als die Konstruktion des Apparates, der zu diesem Resultat führt. Das System der Wechselbeziehungen der Teile im sich entwickelnden Embryo muss auf Grund dieser These in seinen Einzelheiten labil erscheinen und nicht eine, sondern verschiedene Möglichkeiten der Erzeugung eines Organs in der Ontogenese geben. Wenn trotzdem die Organogenesen der gleichen Organe sich meistenteils in ihren Hauptzügen gleich erweisen, so steht dies im Zusammenhang mit einer andern Zusammenfassung der Entwicklungsmechanik, die gegenwärtig schon allgemein angenommen ist: Die Entwicklung der Organe bei der Ontogenese geht unter dem determinierenden Einfluss der einen Teile auf die andern vor sich; jedes Organ macht den Prozess der ontogenetischen Determination durch. Folglich erfüllen viele Organe die nötigen Funktionen nicht nur im ausgebildeten Zustande, sondern auch beim Embryo, wo sie die Entwicklung der anderen Teile bestimmen. Wenn ein solches Organ bei dem Erwachsenen seine Bedeutung verliert, so muss es doch bei der Ontogenese erhalten bleiben. Von diesem Standpunkt aus erklärt Koltzov (Koltzov, Actual scient. et indust., № 154, 1935, Hermann et Comp., Paris) in der Ontogenese der höheren Tiere die Erhaltung solcher Anlagen wie die Chorda oder die Kiemenspalten. Die Anlage der Chorda bestimmt in den frühen Stadien zusammen mit einem Teil des Mesodermas die Anlage des Nervensystems und erweist sich in dieser Rolle bei der Ontogenese auch in den Fällen notwendig, wo sie bei dem Erwachsenen nicht erhalten bleibt. In späteren Stadien wird vielleicht das Verschwinden der Chorda durch den Umstand, dass sie der Organisator des endgültigen Achsenskeletts ist, gehindert. Die Kiemenspalten sind bei den Tieren, welche die Kiemenatmung verloren haben, deshalb beibehalten, weil sie das Material zur Bildung der Drüsen liefern und aller Wahrscheinlickeit nach in ihrem embryonalen Zustande organisierend auf die umgebenden Teile wirken. Ich denke, dass die oben angeführten Erwägungen die unter der Benennung «biogenetisches Gesetz» zusammengefassten Erscheinungen genauer und treffender erklären, und dass die Grundlagen, auf denen die Möglichkeit aufgebaut wird, aus der Ähnlichkeit der embryonalen Stadien auf Homologie (Herkunft von einer gemeinsamen Stammform) zu schliessen, erschüttert werden.

Somit fügen die Angaben der Entwicklungsmechanik, indem sie die Geschichte des Organs durch die der Anlage vorangehenden Stadien verlängern, neues Material zur morphologischen Charakteristik des Organs hinzu und können von der vergleichenden Morphologie in einigen Fällen als Beweise bei der Homologisierung angenommen werden. Darin besteht die spezielle Bedeutung der Entwicklungsmechanik für die vergleichende Morphologie. Aus der Gesamtheit der experimentellen Anga-

ben aber ergeben sich Folgerungen, auf Grund deren die aus der Angaben der Embryologie entstandenen Grundlagen der Homologisierung der Kritik unterworfen werden können. Dies ist die allgemeine Bedeutung der Entwicklungsmechanik für die Methode der vergleichenden Morphologie, sofern sie sich auf die Embryologie gründet.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

С. И. ИНОЗЕМЦЕВ

О НЕКОТОРЫХ ЧЕРТАХ СХОДСТВА СОСТОЯНИЯ КАЛИЯ В РАСТИТЕЛЬНЫХ И ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМАХ

(*Представлено академиком* Д. Н. Прянишниковым)

Автор подтверждает предположение о различном соотношении состояния калия в листьях и стеблях, а именно: преобладание ионного калия в листьях и недиализуемого калия в стеблях; устанавливает передвижение части диализуемого калия к аноду и отмечает некоторые черты общности состояния калия в теле животных и растений.

Известно, что калий обнаруживает громадное влияние на биологические процессы в растительных и животных организмах, и в то же время роль его почти не разгадана. Один из путей решения вопроса о значении минеральных составных частей организма и калия, в частности, лежит в уяснении состояния и форм их соединения в нем. Взгляды различных исследователей на формы соединения калия с растениями неодинаковы. Так, Чапек (1) указывает, что железо и калий существуют исключительно как комплексные соединения; в то же время С. Костычев (2) отрицает присутствие комплексных соединений калия в растениях на основании своих опытов извлечения калия холодной водой из молодых почек и листьев и высказывается исключительно за ионное состояние калия в растениях.

Работами Бертло и Андрэ (3), М. Г. Андре (4) И. Шредера (5) подчеркивается наличие в растениях ионного и комплексного калия. Микрохимические исследования Веверса (6), по методу Маккалюма, по распределению калия в различных частях растения, указывают на присутствие его в вакуолях, в сетчатых трубках, паренхиме, в элементах древесины и коры и, особенно, в пунктах роста и органах резерва питательных веществ и отсутствие его в ядре клетки, цитоплазме, хроматофорах и хлорофиле, хотя имеются указания Стоклаза (7) о присутствии калия в хлорофиле. Весь исследуемый Веверсом калий является ионным, но этим не исчерпывается вопрос обо всем калии растения, ибо примененная им методика не могла выявить калий, входящий в состав органического комплекса.

Нашими предыдущими опытами (8) по формам соединений калия в

растениях, которые изучались методом электродиализа, установлено, что калий в растениях находится как в диализируемом, или, иначе, в ионном, состоянии, так и в недиализируемом, т. е. комплексном, соединении, причем было подмечено, что соотношение этих состояний зависит от возраста растений, а именно: в молодых месячных растениях гороха 48% всего калия ионного, а 52% — комплексного; в зрелом же возрасте это соотношение смещается в сторону преобладания комплексного калия. Ясно, что в равновесии между отдельными состояниями минеральных составных частей следует искать существенные условия их физиологического действия и с каждым этим состоянием считаться при обмене минеральных веществ.

В данной работе мы поставили перед собой задачу проследить ранее подмеченные нами состояния калия в горохе на других растениях. Кроме того, нами было высказано предположение о том, что изменение соотношения ионного и комплексного калия, связанное с возрастом, следует объяснить тем, что в молодом растении, его надземной части, преобладают в своей массе листья, в которых калий находится преимущественно в ионном состоянии, а во взрослом растении преобладают в массе стебли, где большей частью калий находится в связанном состоянии. При этом объяснении становятся понятными опыты С. Костычева (в которых калий извлекается водой из молодых листочков и почек), приведшие его к выводу об исключительно ионной форме калия в растениях. Отсюда проистекает второй момент наших исследований: изучение состояния калия в различных частях растений (стеблях, листьях), ибо в предыдущих наших опытах мы работали с целым растением, т. е. исследовали стебли и листья вместе.

Опыты с электродиализом проводились на аппаратуре типа Паули, с пергаментной мембраной. Катодный и анодный диализаты сменялись через 1 час. Растительный материал, помещаемый в среднюю камеру, объемом 100—120 см³, употреблялся предварительно высушенным и перемолотым, в количестве 1—2 г на указанный ранее объем средней камеры. Конец электродиализа устанавливался по показанию миллиамперметра, характерному для дестиллированной воды. Продолжительность опыта 6—8 часов. Повторность — 2—4-кратная. Исходные растения, материал после электродиализа, катодный и анодный диализаты анализировались на калий весовым хлороплатинатным методом путем восстановления платины магнием.

Обратимся теперь к рассмотрению опытных данных по электродиализу листьев трехмесячного картофеля. Здесь обнаружено, что главная масса калия — 90.7% — в исследуемом объекте находится в ионном состоянии, и только незначительная часть — 9.3% — в недиализируемом состоянии, т. е. в комплексных соединениях. Ионный калий при электродиализе проявляется в двух формах: катодной и анодной.

Другую картину находим у стеблей трехмесячного картофеля, подвергнутых электродиализу.

Цифровые данные для стеблей показывают, что продолжительность электродиализа стеблей меньше, нежели у листьев; значительная доля калия — 69.6% — не подвергается переносу в электрическом поле, в то время как у листьев картина обратная: диализуемый калий у стеблей составляет 30.4%, из которых бо́льшая часть передвигается к катоду и меньшая к аноду.

Перейдем к рассмотрению данных по электродиализу листьев и стеблей л ь н а. Эти данные также подчеркивают различие в состоянии калия в листьях по сравнению со стеблем: если продолжительность электродиализа листьев измеряется 8 часами, то этот процесс для стебля заканчивается в 3 часа; если в листьях подавляющая часть калия передвигается к полюсам, т. е. представляет собой подвижной калий, который составляет 95.1% от всего калия, и только малая часть калия — 4.9% — является комплексным, то в стеблях 47.4% калия является прочно связанным. Электродиализуемый калий листьев и стеблей перемещается в большей своей части к катоду и в меньшей — к аноду.

Кроме того, нами испытывались формы калия в листьях с в е к л ы и п о м и д о р. Результаты опытов с листьями свеклы, при 8-часовой продолжительности электродиализа (подобно опытам с листьями других растений), обнаружили относительно небольшую величину — 9.6% — недиализуемого калия; главная же масса — 90.4% — калия распределяется между катодным и анодным диализатами, причем на катоде выделено калия почти в три раза больше, чем на аноде.

Близкая картина получена с электродиализом листьев п о м и д о р. Здесь недиализуемая часть калия значительно меньше, чем у листьев свеклы; она составляет 4.7% от всего калия; преобладающая же часть калия —95.3% — переносится под влиянием тока в катодный и анодный диализаты. Обращает на себя внимание значительное количество калия, оказавшегося на аноде: 212 мг, по сравнению с калием в катоде —313 мг, т. е. отношение $\frac{\text{катодный калий}}{\text{анодный калий}} = 1.4$ здесь составляет значительно меньшую величину по сравнению, например, со свеклой, где оно равно почти 3.

Итак, рассматривая все приведенные нами опыты, можно отметить различное состояние калия в листьях и стеблях: если в первых преобладает ионный калий, то в стеблях значительное место занимает недиализуемый, т. е. комплексный калий; это различное соотношение состояний калия в листьях и в стеблях, вероятно, отражает те физиологические особенности, которые калий несет в каждом из рассматриваемых в отдельности. Наряду с этим диализуемая часть калия размещается как на катоде, так и на аноде. В прежней нашей работе

с горохом калий также обнаруживался и на катоде и на аноде; о последнем было высказано предположение, что он, вероятно, входит в какой-то анионный комплекс органического характера, хотя не исключена возможность передвижения калия с неорганическим анионом, образующимся вследствие полимеризации молекул и последующей ионизации, на сложный комплексный анион, т. е. мыслима, например, такая схема: $2KI \rightarrow K_2I_2 \rightarrow K^+ + KI_2$, подобно твердо установленной схеме полимеризации для CdI_2, $BaCl_2$ $ZnCl_2$. Благодаря такой полимеризации и возможно нахождение катионов в комплексных соединениях на аноде.

Обратимся к рассмотрению вопроса о состоянии калия в животном организме и в первую очередь остановимся на серуме, ибо здесь уже накоплен достаточно опытный материал. Так, Шпиглер (9), для уточнения состояния минеральных веществ в сыворотке и понимания их образа действия в организме, применил разработанный Беххольдом метод электроультрафильтрации, который он и рекомендовал для улавливания различных состояний, в первую очередь калия и кальция, а также и других минеральных веществ сыворотки. Исследованиями Вельша и Киттеля (10), изучавших соединения калия в сыворотке у нормального человека и страдающего диабетом, было подмечено, что в сыворотке здорового организма имеется комплексно связанный калий, значительная часть которого перемещается к аноду при электрофоретическом опыте; в сыворотке диабетика равновесие смещается в сторону ионизации, что способствует катодному передвижению калия; если подвергнуть сбраживанию сывороточный сахар, то разлагаются комплексные соединения калия, благодаря чему при этом обнаруживается увеличение передвижения калия к катоду, по сравнению с сывороткой, не подвергшейся сбраживанию. На основании этих опытов они приходят к заключению о тесной зависимости между соединениями калия и сахаром в крови. Здесь же ими поднимается вопрос о виде комплексного соединения калия в сыворотке и высказывается предположение о возможности соединения калия с кровяным сахаром через, пока неизвестные, промежуточные члены, подобно углеводо-фосфорным соединениям. Эти исследования проводились методом электрофореза на аппарате Фюрта (11) с применением высокого напряжения в 1000 вольт при условии кратковременного опыта в 7 минут. Бенедетто (12), диализируя сыворотку в рыбьем пузыре при токе в 400 вольт и 40—50 миллиампер, находил в диализате 82% калия (и, следовательно, 18% недиализуемого). Морачевский (13) в опытах с набуханием желатины в кислых и щелочных растворах солей обнаружил, что калий ведет себя, как ион, входящий в комплекс, движущийся к аноду. Сходные результаты с этим опытом имелись в работах Рона и Петова (14). В другой работе Вельша и Киттеля (15) исследовалось передвижение K, Na, Cl и бел-

ков сыворотки в фюртовском аппарате с высоким напряжением, где было обнаружено преимущественное перемещение калия на анод; когда сыворотка подкислялась до pH = 4, то белковые тела сыворотки передвигались к катоду, а калий опять находили у анода. Отсюда авторы делают заключение, что калий сыворотки при своем движении не связан с перемещением белков. Таким образом, рассмотренные работы о поведении калия в серуме позволяют наметить ряд состояний калия в сыворотке, могущих быть установленными различной физико- и коллоиднохимической методикой исследования. Так, подвергая сыворотку электролизу или электроультрафильтрации, можно находящийся в ней калий разделить на диализуемый и недиализуемый, т. е. комплексный. Ставя электрофоретические опыты с сывороткой, удается подметить наличие в ней калия, перемещавшегося к аноду, или, иначе, анодно-комплексный калий. Наряду с этими применяемая методика позволяет наметить спутников анодного калия, а именно: связать его перемещение с сахаром крови и, меньше всего, с белками сыворотки.

Из наших опытов по изучению состояния калия в различных растениях, а также и в растворах чистых солей вытекает, что существуют следующие формы его, которые мы установили методом электродиализа: 1) недиализуемый калий растений; 2) диализуемый; 3) в свою очередь диализуемый распадается на калий, передвигающийся к катоду и перемещающийся к аноду, или анодно-комплексный; 4) анодно-комплексный калий может быть двух родов, связанный с органическим анионом и также связанный с неорганическим анионом. Последний может образовываться в растворе в результате полимеризации неорганических молекул и последующей диссоциации с образованием более сложного аниона.

Если вспомнить работы многих исследователей, как то: Барта ([16]), Вильфарта ([17]), Егорова ([18]) и др., которые занимались установлением связи между поступлением калия в растениях и значением его в биохимических превращениях, — то здесь обращает на себя внимание распространенное предположение о большом значении калия в превращениях углеводов в растениях и, особенно, в их передвижении.

Сопоставляя теперь имеющийся материал о состоянии калия в растениях с данными по состоянию калия в серуме животных организмов, можно заметить черты общности состояния калия, присущие этим двум мирам — животным и растениям. Как в растениях, так и в сыворотке животных обнаружен недиализуемый калий. Следует иметь в виду, что о такой возможности догадывался Дж. Леб ([19]), указывавший, что «калий, вероятно, находится в теле растений и животных в форме какого-то недиссоциирующего соединения». Теперь мы имеем и экспериментальное доказательство этой догадки. В растительном и животном организмах почетное место занимает диали-

зуемый калий. В обоих царствах живой природы найден калий, перемещающийся к аноду. Конечно, нельзя ставить знака равенства между калием, перемещающимся к аноду при электродиализе, и анодным калием в электрофоретических опытах. Общность поведения калия в животном и растительном организме проявляется еще в том, что в обоих мирах роль калия связана с превращением углеводов.

Агрохимическая лаборатория
акад. Д. Н. Прянишникова.

Поступило
в январе 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Czapek, Biochemie der Pflanzen, Bd. 2, S. 712—876, 1905.
[2] S. Kostytschew u. P. Eliasberg, 3/4 Zeitschrift f. Phys. Chemie, Bd. III, 228, 1920.
[3] Berthelot et André, Comptes Rendus, 1887, 1905.
[4] M. G. André, Comptes Rendus, Nr. 24, 11, Décember, 1911.
[5] Schroeder S., Forstchemie und pflanzenphysiologische Untersuchungen, 1878.
[6] Th. Weewers, Recueil des travaux botaniques Neerlandais, Bd. VIII, S. 289, 1911.
[7] Stoklasa, Biochemische Zeitschrift, 13, 197, 1916.
[8] Иноземцев С. И., Из результатов вегетационных опытов и лабораторных работ, т. XV, стр. 85—102, 1930.
[9] R. Spigler, Biochemische Zeitschr., Bd. 230, 1931.
[10] H. Waelsch u. S. Kittel, Kolloid-Zeitschr., Bd. 68, H. 3, 1934.
[11] R. Furth, Kolloid-Zeitschrift, Bd. 37, 200, 1925.
[12] Benedetto C. R., Seancer Soc. biol., 113, 53, 1933.
[13] Moraczewski, Biochem. Z., 259, 387, 1933.
[14] Rona und Petow, Biochem. Z., 137, 356, 1923.
[15] H. Waelsch und S. Kittel, Kolloid-Zeitschr., Bd. 66, 20, 1934.
[16] Barth, Chem. Zentralblatt, Bd. 11, S. 129—130, 1894.
[17] H. Willfart, Arbeit. der Landwirtsch. Gesellsch., H. 34.
[18] Егоров М. А., Вопросы зольного питания растений, Харьков, 1923.
[19] Дж. Леб, Динамика живого вещества, стр. 125, 1910.

S. I. INOZEMCEFF. EINIGE ÜBEREINSTIMMUNGEN IM KALIUMGEHALT DES TIER-UND PFLANZENORGANISMUS

ZUSAMMENFASSUNG

1. Der verschiedene Zusammenhang des Zustandes des Kaliums in den Blättern und Stengeln und zwar das Vorherschen des ionisierten Kaliums in den Blättern und das des nicht-dialysierbaren Kaliums in Stengeln wird bestätigt.

2. Die Verschiebung eines Teiles des dialysierbaren Kaliums zur Anode wird festgestellt. Dieser Teil des Kaliums versetzt sich warscheinlich sowohl mit dem organischen Anion, als auch mit dem anorganischen.

3. Einige Züge des gemeinsamen Bestandes des Kaliums in den Körpern der Tiere und der Pflanzen werden notiert.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

А. П. ОСИПОВ

К ВОПРОСУ О ГЕНЕЗИСЕ КАУЧУКА

(*Представлено академиком* **В. Л. Комаровым**)

Работами Н. Н. Киселева с сотрудниками было показано, что каучук является питательным веществом в каучуконосах. Как следствие работ Н. Н. Киселева, возник вопрос о возможности образования каучука в растениях посредством дачи им исходного продукта, именно сахара. Исследования, проведенные в этом направлении, дали положительные результаты. Установлено, что растворы тростникового сахара даже в темноте весьма значительно повышают содержание каучука и смол в листьях, причем сахар в процессе каучукообразования играет роль бо́льшую, чем свет.

В 1931 и 1932 гг. на опытных станциях Института каучука и гуттаперчи проф. Н. Н. Киселевым с сотрудниками была проведена работа по изучению генезиса каучука в каучуконосных растениях (1).

Как логическое следствие этой работы, возник вопрос о более детальном освещении проблемы генезиса каучука и его физиологической роли в растении.

Большинство исследователей не придает большого значения, каучуку и смолам в процессе обмена веществ. Некоторые из них, например Кокетсу (2), Петч (3), считают латекс каучуконосов средством заживления ран, некоторые считают каучук просто отбросом. Однако другие авторы, например Спенс (4), считают каучук запасным питательным веществом. Дитмар (5) считает, что каучук образуется из сахара и может вновь превращаться в сахар.

Работа Гарриеса (6), которому удалось получить озонид каучука, а из него, путем гидролиза, левулиновый альдегид, подтверждает вероятность предположения Дитмара. (Гарриес считает, что каучук получается путем конденсации групп C_5H_8, образующихся путем восстановления сахаров.) Работа Н. Н. Киселева (1) с сотрудниками показала, что каучук в какой-то, неизвестной пока, форме переходит в процессе фотосинтеза из ассимилирующей ткани, в которой он возникает, в млечники, где вновь образуется уже независимо от фотосинтеза.

Так как каучук представляет собой не непосредственный продукт ассимиляции, а вторичный, т. е. продукт превращения простейших ассимилятов, то естественно предположить, что можно вызвать образование каучука в каучуконосных растениях, дав им исходный продукт в условиях, исключающих возможность фотосинтеза, т. е. в темноте.

С целью разрешения этого вопроса, по предложению проф. Н. Н. Киселева, была поставлена целая серия опытов, результаты которых излагаются в дальнейшем.

В качестве такого условного первичного ассимилята, который должен был служить исходным продуктом для образования каучука, был взят тростниковый сахар. Возможно, что виноградный сахар более соответствовал бы нашей цели, но получение надежного чистого препарата его оказалось невозможным.

Основанием для выбора сахаров вообще послужили данные Дитмара ([5]) и Гарриеса ([6]), а также то, что сахар является одним из первичных растворимых продуктов ассимиляции.

Метод работы заключался в следующем. Семена каучуконосов проращивались в чашках Петри до достижения корешком 1 см длины, после чего часть проростков переносилась на раствор тростникового сахара, а часть — на воду. Проростки погружались в сахарный раствор или воду до корневой шейки и удерживались при помощи зигзагообразно изогнутой стеклянной палочки. Анализы на присутствие каучука и смол в проростках производились главным образом микрохимическим путем. Препараты, предназначенные для анализа, отбеливались хлорной известью и бромировались или окрашивались краской Butter-gelb. Часть препаратов для удаления смол обрабатывалась ацетоном и также бромировалась и окрашивалась. Макрохимический анализ производился путем экстрагирования высушенных проростков хлороформом и ацетоном в аппаратах Сокслета.

Первые опыты были проделаны в начале 1932 г. в физиологической лаборатории Института каучука и гуттаперчи с каучуконосом хондриллой (*Chondrilla ambigua*). Опыт проводился в четырех вариациях: 1) проростки на растворе тростникового сахара в темноте; 2) то же на свету; 3) проростки на воде в темноте и 4) то же на свету. Концентрация употребляемого сахара была 0.5%. Более крепкие растворы представляли собой более благоприятную среду для микроорганизмов, развитие которых было (безусловно) крайне нежелательно. Но даже при такой сравнительно слабой концентрации на четвертый-пятый день в растворах сахара обнаруживалось появление микроорганизмов, поражающих и самые растеньица, которые от этого настолько страдали, что опыты приходилось прекращать.

Для испытания брались совершенно здоровые растеньица, одинакового состояния во всех четырех вариантах опыта. Исследо-

вание на каучук производилось микрохимически, путем окрашивания продольных срезов корешка Butter-gelb.

Приготовление тонких срезов из нежных и тонких корешков представляло большие трудности, поэтому вместо среза бралась просто срединная продольная пластинка корешка. Однако, благодаря отсутствию в молодых корешках грубых тканей и пигментов, препараты получались вполне удовлетворительными для рассмотрения.

Световой вариант опыта дал неотчетливые результаты: на-глаз трудно было с уверенностью сказать, где больше окрашенного содержимого: в проростках, выращенных на сахаре или на воде. В случае же затемненных растений результат получился довольно ясный. В то время как в проростках, выращенных на воде, окрашенное Butter-gelb содержимое почти совершенно отсутствовало,— в млечниках проростков, выращенных на сахаре, оно наблюдалось в довольно обильном количестве. После обработки срезов ацетоном в препарате из водных проростков исчезли всякие следы вещества, окрашенного Butter-gelb, тогда как в млечниках «сахарных» проростков оставались характерные для каучука золотисто-желтые шарики, отчетливо напоминающие таковые в препаратах с заведомо известным содержанием каучука. Наличие в некоторых случаях небольших количеств окрашенного вещества в водных проростках до обработки ацетоном, должно быть, объясняется остатками масел (запасное вещество семени), еще не использованных растеньицем.

Вопросы о механике поступления сахара и о химии генезиса каучука были оставлены пока в стороне. Представлялось необходимым совершенно определенно установить самую возможность образования каучука в растении (помимо фотосинтеза) из сахара. В этом направлении и проводилась вся дальнейшая работа. Последующие опыты проводились уже на среднеазиатской зональной станции Института каучука и гуттаперчи (в 60 км к югу от Ташкента) в период с мая по ноябрь 1932 г.

Продолжительность срока выращивания растений на растворе сахара была увеличена. Несколько усовершенствованная в этом смысле постановка опытов состояла в следующем. По достижении проростками в чашках Петри длины около 1 см, они переносились в чашки Коха, затянутые пропарафиненной марлей и наполненные раствором тростникового сахара или водой. В марле толстой иглой или пинцетом делались отверстия, в которые и вставлялись проростки так, чтобы они до корневой шейки были погружены в раствор или воду. Раствор и вода менялись каждые два дня; перед сменой раствор сахара стерилизовался кипячением с обратным холодильником. Вся посуда и марля стерилизовались спиртом, а семена и термостат — раствором сулемы концентрацией 1 : 2000. При таких условиях наиболее стойкие экземпляры проростков удавалось выдер-

живать до 10—15 дней, так что получались уже молодые растеньица. Кроме того, представлялось целесообразным проделать макрохимический анализ, как дающий вполне объективные результаты. Поэтому выращивалось очень много семян. Несмотря на все предосторожности, заражение раствора микроорганизмами все же происходило, и некоторые растеньица погибали. Но для анализа брались только совершенно здоровые экземпляры. По окончании проращивания (10—15 дней) здоровые растеньица отбирались, убивались паром и высушивались.

Таким образом были выращены проростки хондриллы (*Chondrilla ambigua*) в четырех вариантах: в темноте на сахаре и на воде и на свету на сахаре и на воде. Проростки тау-сагыза (*Scorzonera Tausaghyz*), в виду весьма ограниченного количества семян, выращивались только в двух вариантах: в темноте на сахаре и в темноте на воде.

После того как было накоплено достаточное количество материала по всем вариантам опыта (3—4 г абсолютно сухого вещества проростков), был произведен макрохимический анализ.

Экстракция производилась прежде всего хлороформом в аппаратах Сокслета. Экстракта при этом оказалось довольно много — от 8 до 20% (по отношению к весу сухого вещества), но уже наглаз можно было определить, что он представляет собой главным образом масла. Очевидно, это были неиспользованные остатки запасов семян, с которыми мы уже сталкивались в первых опытах при микрохимическом анализе. Для грубого удаления масел хлороформенный экстракт обрабатывался горячим петролейным эфиром с обратным холодильником в течение получаса на водяной бане. Затем эфир сливался, и оставшаяся часть хлороформенного экстракта обрабатывалась ацетоном, также на водяной бане с обратным холодильником, в течение часа, причем ацетон сменялся (отфильтровывался) 3 раза. Несколько кубических сантиметров ацетона последней порции, выпаренные на часовом стеклышке, показали, что все растворимые в ацетоне вещества были удалены, во всяком случае, второй порцией ацетона. Оставшийся после обработки ацетоном нерастворенный остаток можно было считать за каучук и каучукообразные вещества. Результат анализа приводится в табл. 1.

Абсолютный вес нерастворимого в ацетоне остатка, правда, невелик, но все же достаточен для того, чтобы на результатах опыта не сказывалось влияние ошибок, лежащих в пределах точности метода. Незначительный процент каучука естественен для 10—15-дневного растения, так как в надземной части даже взрослой хондриллы, не обогащенной путем декортикации, каучука содержится около 1%.

Из табл. 1 видно, что у проростков хондриллы, выращенных на свету на сахарном растворе, каучука образовалось в 2.5 раза больше, чем на воде, а смол (ацетоновый экстракт) — в 5 раз больше. Обра-

Таблица 1

Растения	Условия опыта	Субстрат	Вес сухого вещества	Хлороформенный экстракт	Эфирный экстракт	Ацетоновый экстракт	Остаток (каучук)
Хондрилла	Свет	Сахар	в г 3.76	0.5736	0.4973	0.0609	0.0161
			в % 100	15.25	13.21	1.62	0.42
		Вода	в г 3.84	0.6354	0.6161	0.0134	0.0072
			в % 100	16.56	16.05	0.35	0.16
	Темнота	Сахар	в г 4.28	0.8760	0.7708	0.0840	0.0214
			в % 100	20.47	18.01	1.96	0.50
		Вода	в г 3.11	0.6531	0.6006	0.0523	0
			в % 100	21.00	19.32	1.68	0
Тау-сагыз		Сахар	в г 4.23	0.4405	0.3653	0.0638	0.0318
			в % 100	10.42	8.64	1.50	0.75
		Вода	в г 3.72	0.3042	0.2481	0.0453	0.0095
			в % 100	8.18	6.68	1.22	0.28

зование каучука растеньицами на растворе сахара происходило также в темноте и даже в большем количестве (в процентном отношении), чем в таких же условиях на свету. На воде в темноте у хондриллы каучука не оказалось совсем, а смол — почти такое же количество, как и у растений, выросших на растворе сахара. Эфирного экстракта (масел) в обоих случаях (как в темноте, так и на свету) оказалось больше у водных проростков.

У тау-сагыза каучука в темноте на воде оказалось значительно (в 2.7 раза) меньше, чем на сахаре. По всей вероятности, на воде у тау-сагыза каучук образовался из запасных веществ семени.

Можно было бы предположить, что вообще в условиях наших опытов каучук у растений в темноте на сахаре образуется из запасных веществ семени, а сахар употребляется растением в качестве пластического и энергетического материала. В этом смысле хондрилла отличается от тау-сагыза (см. содержание каучука в том и другом растении в темноте на воде) просто потому, что запасных веществ в семени тау-сагыза больше (семена значительно крупнее), чем в семени хондриллы.

Но, как увидим дальше, в опытах с листьями, отделенными от закончившего свой рост растения, это не так. К сожалению, макрохимический анализ, по не зависящим от нас обстоятельствам, не мог быть проверен микрохимически, тем не менее полученные

результаты позволяют с большой долей уверенности высказать предположение, что каучук образуется растением и в темноте, если ему дать готовый исходный продукт. Предположение это отчетливо подтверждается упомянутыми опытами со взрослыми листьями, результаты которых будут изложены ниже.

Если содержание каучука в растении при выращивании его на растворе сахара повышается, то естественно предположить, что такое повышение может произойти в уже сформировавшемся растении, взятом из почвы. Для проверки этого предположения был поставлен такой опыт. Во второй половине мая некоторое количество экземпляров гвайулы (*Parthenium argentatum* Gray), выращенной в оранжерее, было затенено ящиком. По прошествии трех дней, как показала микрохимическая проба, содержание каучука в листьях значительно уменьшилось. Такие «освобожденные» от каучука растения были вынуты из земли, отмыты и помещены, закрепленными в пробках (наподобие того, как это делается при водных культурах), на 0.5% раствор тростникового сахара. При этом пробы с растениями свободно плавали в кристаллизаторах. Контрольные растения, вместо сахара, были поставлены в воду. Кристаллизаторы с растениями были помещены в темный термостат. Через 5 дней опытные и контрольные растения были проанализированы микрохимически методом бромирования. Оказалось, что в листьях растений, бывших на сахаре, содержание каучука сильно повысилось: оно стало приблизительно таким, как было до затемнения растений, росших в земле, в оранжерее.

У растений на воде каучук в некоторых случаях совсем исчез, в некоторых его стало значительно меньше, чем было после трехдневного затемнения. Результат довольно ясно указывает, что раствор сахара сильно влияет на образование каучука даже в темноте.

Позднее, в сентябре, был поставлен опыт с листьями некоторых каучуконосов, росших на коллекционном питомнике станции. Растения на этот раз были затенены стеклянными колпаками, выложенными изнутри черной бумагой, а снаружи закрашенными мелом. Контрольные растения оставались на свету, но, для поддержания одинаковых условий температуры и влажности, были также покрыты стеклянными колпаками, закрашенными сверху мелом, но без черной бумаги внутри. Через 4 дня после затемнения была взята проба листьев опытных и контрольных растений на содержание каучука, а часть листьев срезана и помещена на раствор тростникового сахара и воду по следующим вариантам:

1) листья, выдержанные в течение 4 дней под темным колпаком, срезаны и поставлены на 5 дней в темноту, причем одна часть их помещалась на сахар, а другая — на воду;

2) листья, выдержанные в темноте, поставлены на свет на сахар и воду;

3) листья, бывшие на свету (контрольные — под светлым колпаком), поставлены в темноту — также частью на раствор сахара, частью на воду.

Для облегчения проникновения раствора внутрь листа были надрезаны во многих местах жилки; надрезывание производилось на погруженных в раствор или в воду листьях. Во время опыта листья плавали на поверхности жидкости.

Опыт продолжался 5 дней, после чего листья анализировались микрохимически (метод бромирования) на содержание каучука и смол. Срезы для анализа делались не менее чем из трех листьев, притом из разных частей листовой пластинки: с вершины, середины и основания.

Количественный учет каучука и смол производился на-глаз, по средней оценке всех срезов препарата, согласно принятой в наших работах следующей условной шкале: следы — 1, очень мало — 2, мало — 3, среднее — 4, выше среднего — 5, много — 6, очень много — 7 и 8.

Если эти цифры не могли служить показателями абсолютного содержания каучука и смол, то, во всяком случае, об относительном по ним можно было судить безошибочно. Для большей объективности оценка производилась иногда не одним, а тремя лицами, независимо друг от друга. Оценка разных лиц расходилась в цифрах обычно очень незначительно и всегда совпадала в направлении.

Опыт производился с ваточником (*Asclepias Cornuti* Decaisne = *A. Siriaca* L.), гвайулой (*Parthenium argentatum* Gray) и кендырем (*Apocinum cannabinum* L.).

В табл. 2 приведена сводка средних результатов глазомерной оценки препаратов под микроскопом.

Таблица 2

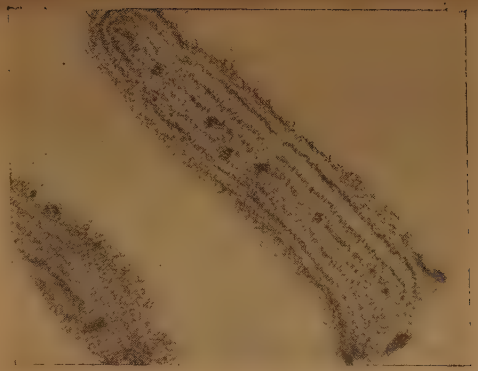
№ по порядку	Вариант опыта	Ваточник		Гвайула		Кендырь	
		каучук	смолы	каучук	смолы	каучук	смолы
1	Контрольный световой (после 4 дней под светлым колпаком)	7	7	6	7	7	7
2	Свет → темнота — сахар	6	7	5	6	4	6
3	Свет → темнота — вода.	2	6	0	0	2	3
4	Контрольный затемненный (после 4 дней под темным колпаком) . . .	4	4	1	2	1	3
5	Темнота → темнота — сахар	6	6	4	4	5	5
6	Темнота → темнота — вода	1	4	0	0	1	2
7	Темнота → свет — сахар	6	7	5	7	5	6
8	Темнота → свет — вода	5	7	1	1	2	2

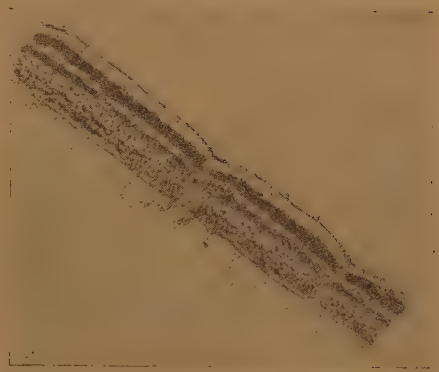
Для большей простоты обозначение вариантов опыта схематизировано. Так, например, обозначение «свет → темнота — сахар» нужно понимать следующим образом: данные относятся к тому варианту, при котором листья были взяты с растения, пробывшего 4 дня под светлым колпаком, и помещены в темноту на раствор сахара.

Из каждого препарата ваточника и гвайулы было выбрано по одному наиболее характерному (по среднему содержанию каучука) срезу, которые были сфотографированы. На фиг. 1—6 приводятся микроснимки со срезов в различных вариантах опыта.

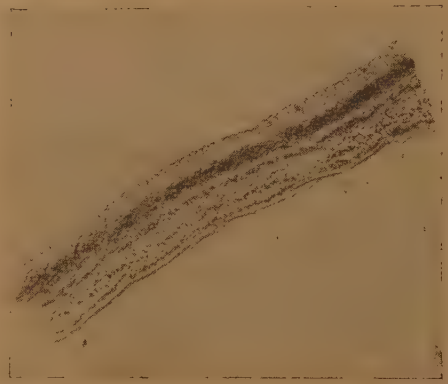
Из табл. 2 и из снимков хорошо видно, что в листьях тех растений, которые пробыли 4 дня под темным колпаком, содержание каучука и смол значительно уменьшилось. (Сравнивать нужно: в таблице — варианты 1 и 4; фигуры: гвайула — фиг. 1a и 2a, ваточник — фиг. 4a и 5a.) После того как эти, отчасти освобожденные от каучука листья были срезаны и помещены в темноту на сахарный раствор (на 5 дней), содержание каучука возросло (вариант 5 в таблице, фиг. 2b гвайулы и фиг. 5b ваточника) и стало почти равным содержанию каучука в контрольных световых листьях (сравнить с вариантом 1 в таблице и фиг. 2a и 5a). Тогда как такие же листья, помещенные в темноту же, но на воду (вариант 6 по таблице и фиг. 2c гвайулы и фиг. 5c ваточника), оказались или совсем лишенными каучука (гвайула), или сохранившими только следы его (кендырь и ваточник). Полуопустошенные листья (после 4-дневного затенения растения), помещенные на свету на раствор сахара (вариант 7 по таблице и фиг. 3b и 6b), снова обогатились каучуком почти до прежнего уровня, но только у гвайулы каучука стало несколько больше, чем у листьев, после темноты помещенных в темноту на сахар (по таблице вариант 5 и фиг. 2b и 5b), а у ваточника и кендыря содержание каучука оказалось одинаковым в обоих этих вариантах (5 и 7). Тоесть для срезанных и плавающих на поверхности жидкости листьев сахар оказывается более серьезным фактором каучукообразования, чем даже свет. Это подтверждается тем, что листья, выдержанные в темноте, затем срезанные и помещенные на свет на воде (по таблице вариант 8 и фиг. 3c и 6c), лишь очень незначительно увеличили содержание каучука (сравни с вариантом 4 и фиг. 3a и 6a), а у гвайулы оно осталось прежним, т. е. прибавление светового фактора не оказало влияния.

Световые листья (по табл. 2 вариант 1 и фиг. 1a и 4a), срезанные и помещенные в темноту на сахар (вариант 2 и фиг. 1b и 4b), потеряли очень незначительное количество каучука, тогда как поставленные в темноту на воду (вариант 3 и фиг. 1c и 4c) оказались или совсем не содержащими каучука (гвайула), или содержащими его в очень незначительном количестве (кендырь и ваточник). Следовательно, если на основании опытов с проростками и можно было

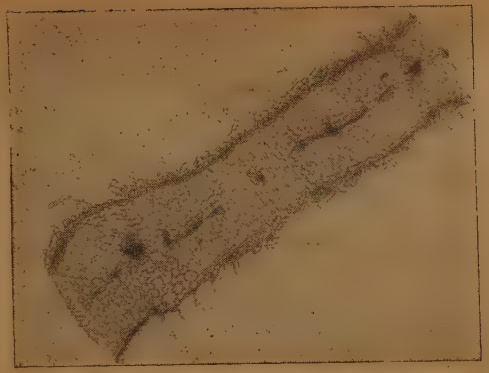


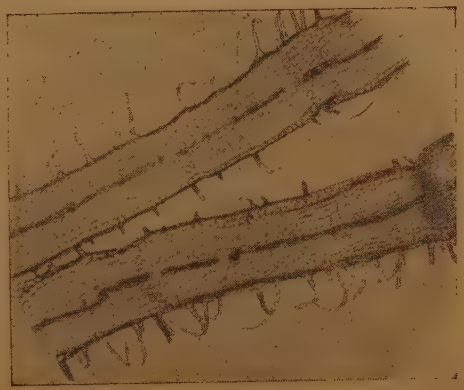


Фиг. 1a (вверху) и 4a (внизу). Бромиды каучука в листе гвайулы (1a) и ваточника (4a) после пребывания растения под светлым колпаком в течение 4 дней (контрольные световые)

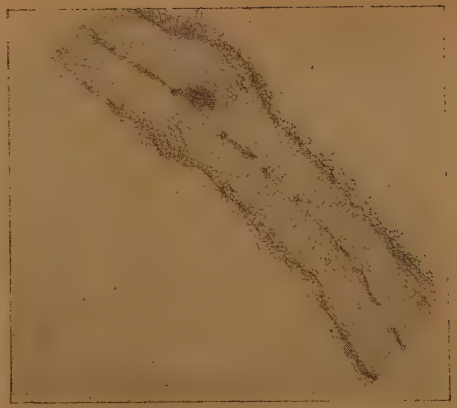


Фиг. 1b (вверху) и 4b (внизу). Бромиды каучука в контрольных световых листьях гвайулы (1b) и ваточника (4b) после того, как они были срезаны и помещены на 5 дней в темноту на раствор сахара

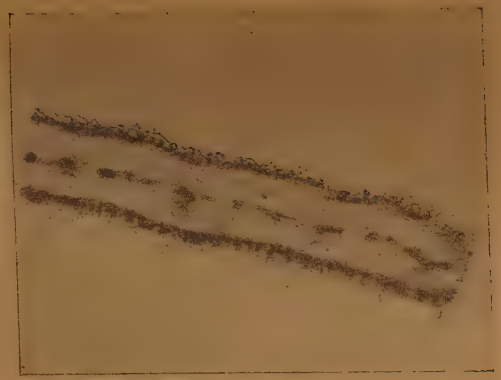




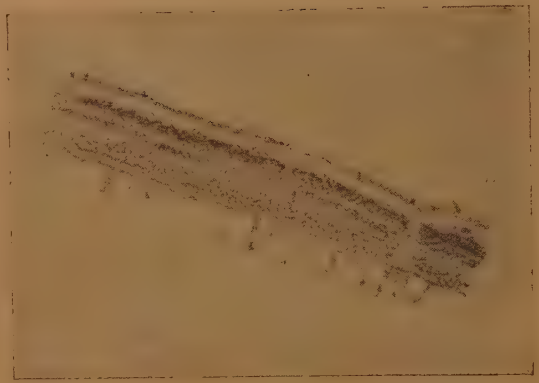
Фиг. 1с (вверху) и 4с (внизу). Бромиды каучука в контрольных световых листьях гвайулы (1с) и ваточника (4с) после того, как они были срезаны и помещены в темноте на воду



Фиг. 2а (вверху) и 5а (внизу). Бромиды каучука в листе гвайулы (2а) и ваточника (5а) после пребывания растений под темным колпаком в течение 4 дней (контрольные затемненные)

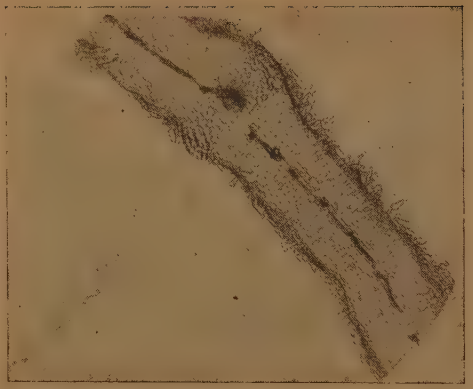


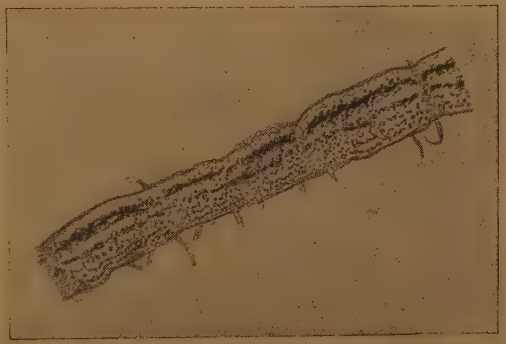
Фиг. 3c (вверху) и 6c (внизу). Бромиды каучука в контрольных затемненных листьях гвайулы (3c) и ваточника (6c) после того, как они были срезаны и поставлены на свету на воду



Фиг 2b (вверху) и 5b (внизу). Бромиды каучука в контрольных затемненных листьях гвайулы (2b) и ваточника (5b) после того, как они были срезаны и поставлены в темноту на сахар.

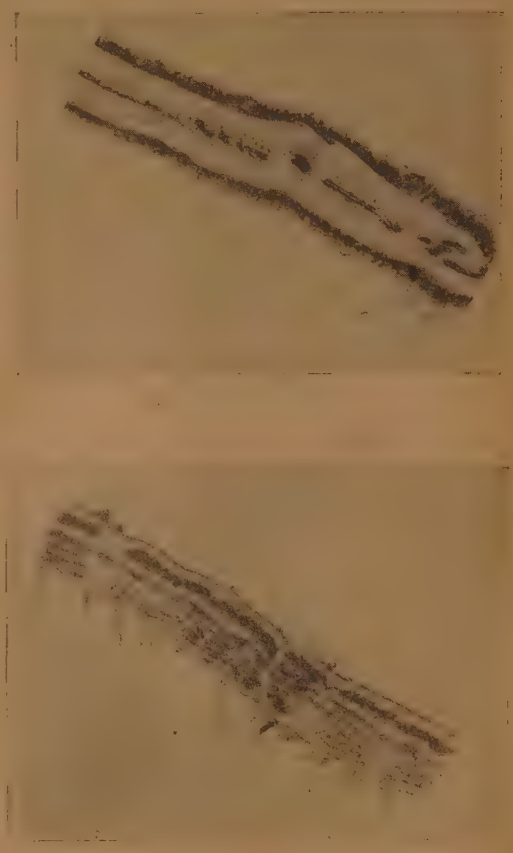
Фиг. 2с (вверху) и 5с (внизу). Бромиды каучука в контрольных затемненных листьях гвайулы (2с) и ваточника (5с) после того, как они были срезаны и поставлены в темноту на воду





Фиг. 3а (вверху) 6а (внизу). Бромиды каучука в листьях, аналогичных фиг. 2а и 5а (контрольные затемненные)

предположить, что там образование каучука происходило за счет запасных веществ семени, сахар же употреблялся как пластическое вещество (при выращивании на воде пластическим веществом служил запасный материал семени, и потому каучука не образовывалось), то из последних опытов ясно, что сахар является непосредственно каучукообразующим фактором. Это, конечно, не исключает того, что в опытах с проростками сахар мог потребляться также и как пластический материал.



Фиг. 3b(вверху) и 6b (внизу). Бромиды каучука в контрольных затемненных листьях гвайулы (3b) и ваточника (6b) после того, как они были срезаны и поставлены на свету на сахар

На основании последних опытов можно притти к следующим общим выводам:

1. При затемнении листьев содержание каучука в них уменьшается.

2. Растворы тростникового сахара даже в темноте очень значительно повышают содержание каучука и смол в листьях.

3. В листьях, перенесенных из темноты на свет и положенных в воду, содержание каучука увеличивается очень мало; это увеличение заметно у ваточника, но совсем незаметно у гвайулы и кендыря. Следовательно, влияние растворов тростникового сахара на каучукообразование превышает даже влияние света.

Кроме того, подтверждается вывод, сделанный на основании прежних работ, о том, что каучук является не отбросом, а используемым продуктом. Отрезанные листья, содержащие каучук после пребывания в темноте на воде, теряют его, надо полагать, в процессе дыхания. Если же листья получали сахар, то не только не было «нужды» в расходе каучука, но оказалось возможным даже его

образование, как это было в случае помещения опустошенных от каучука листьев на сахар в темноту. В связи с проделанной работой возникло огромное количество вопросов — как общефизиологических, так, в частности, и в отношении генезиса, которые, к сожалению, не могли быть разрешены. Так, например, представляется чрезвычайно важным разобраться в сложном, повидимому, комплексе ферментов каучуконосных растений. Ведь если в синтезе каучука принимают участие ферменты (трудно представить, чтобы это было иначе), то вполне мыслимо их действие не только in vivo (как это было в наших опытах), но и in vitro, т. е. образование каучука из сахара.

В заключение считаю своим долгом принести глубокую благодарность проф. Н. Н. Киселеву, под руководством которого проделана эта работа.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Киселев, Осипов и Кузьмина, Изв. Академии Наук, № 9, 1934.
[2] Koketsu, Journ. of the College of Science, 35, 1913.
[3] Peth, Gummi Ztg., 26, 1911.
[4] Spense, Lectures on India Rubber, London, 1909.
[5] Ditmar, Gummi Ztg., 1905.
[6] Гаузер Э., Латекс, стр. 12, Москва, 1932.

A. P. OSSIPOW. THE QUESTION OF THE GENESIS OF RUBBER

SUMMARY

The aim of this work was to decide if the formation of rubber in the dark is possible in the case it is supplied with one of the initial products of assimilation. As such, the cane-sugar was selected, on the ground of numerous indications from various authors. Seedlings of rubber-plants (*Chondrilla ambigua* and *Scorzonera Tau-saghyz*) germinated in the dark on a 0.5% solution of sugar, and were analyzed macro- and microchemically. Plants, grown in the dark on water, served as control. The same was repeated with grown-up entire plants, and with leaves separated from plants. In the last case the plants were darkened artificially, during several days, because preliminary experiments showed, that in the absence of assimilation the rubber disappeared from the leaves. The results obtained allow to make the following conclusions:

1. The rubber, contained in the leaves, decreases or disappears completely, if the plants are darkened.

2. The solutions of sugar increase considerably the per cent of rubber and resines in the leaves of rubber-plants, even in the dark.

3. For the leaves separated from their plants, the sugar appears to exert an even greater influence on the formation of rubber, then the light.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

И. Н. КОНОВАЛОВ

РЕГУЛИРОВАНИЕ ДЛИНЫ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА У ЧЕЧЕВИЦ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Автор в своей статье сообщает разработанный им метод яровизации хозяйственно ценных форм чечевиц, а также результаты испытаний мировой коллекции чечевиц с целью выявления (при помощи метода яровизации и регулирования продолжительности длины дня) ценных в хозяйственном отношении чечевиц. В результате проведения этой работы автору удалось найти условия, при которых успешно проходит яровизация и обеспечивается повышение урожая.

I. Введение

Одной из основных проблем в физиологии растений в продолжение последних двух-трех десятилетий является проблема различия в поведении между озимыми и яровыми формами. Различные исследователи к этому вопросу подходили по-разному.

Вавилов и Кузнецова ([5]), в своей работе о генетической природе озимых и яровых, и Кернике ([16]) отличительной чертой озимых форм считали их неспособность образовать стебли и плодоносить в первый год посева. Стебут ([28]), Прянишников ([26]) и Топорков ([31]), проводя аналогию между озимыми и зимующими многолетниками, считали, что у озимых однолетних растений имеется потребность в анабиотическом состоянии, без которого они не могут перейти к плодоношению. Другие, например Вакар ([6]) в Омске, Адамс ([1]) в Америке и Тихонов ([30]) в Казани эту разницу между озимыми и яровыми видели в длине вегетационного периода. По их мнению, озимые растения в первый год посева, хотя бы даже ранней весной, не успевают плодоносить вследствие длинного периода своего развития. Третьи: Грачев ([22]), Судзиловский ([26]), Хаберланд ([32]), особенно Гасснер ([8, 9]), Максимов ([21, 22]) и другие, эту разницу видели в потребности озимых в низкой температуре, без которой у них задерживается переход вегетационного к репродуктивному развитию.

Отсутствие потребности в анабиотическом состоянии для озимых и несостоятельность объяснения о невыколашивании озимых в пер-

вый год посева из-за длинного вегетационного периода были доказаны еще в ранних опытах по превращению озимых в яровые. Еще Муринов ([24], [23]), ставивший специальные исследования, доказал ненужность периода покоя для развития озимых. Доказательством его положения служило плодоношение в первый год посева озимых, высеянных рано весной в тепличных условиях. Так, из высеянных им 1 февраля плодоносили все 100% растений, из высеянных 15 марта плодоносили только 50% и 11 июня — только 1.6%. В более же поздних исследованиях другими авторами было высказано мнение об отсутствии периода полного покоя у растений вообще.

Несостоятельность объяснения о невыколашивании озимых в первое лето из-за слишком длинного вегетационного их периода подтвердили исследования Гасснера ([8], [9]) и Гребенникова ([12]). Первый из них проращивал озимые растения ранней весной в начале их развития при температуре 1—2°, а второй высевал в декабре в замерзшую почву семена озимых и яровых растений, и оба получили почти одновременное созревание озимых и яровых форм. На основании этих опытов они сделали вывод, что озимые растения по длине вегетационного периода от яровых не отличаются.

К иным по перспективности результатам, ставшим в дальнейшем отправным пунктом в работах по превращению озимых форм в яровые, привели опыты, проведенные с применением действия пониженных температур. Муринов по этому вопросу приходит к выводу, что «между озимыми и яровыми формами нет глубоко коренного различия, и озимые формы ржи и пшеницы могут развиваться так же, как и яровые при весеннем посеве, если внешние условия развития удовлетворяют потребностям, предъявленным к ним растениями». Но об этих внешних условиях, необходимых для растения, он ничего не говорит, и они остались невыясненными. Правда, он разбирает в этой плоскости роль низких температур, но приходит также к отрицательному выводу. В его опытах низкая температура, ниже 0°, уменьшила процент колошения растений. Полученные же данные о положительном влиянии пониженной температуры, от + 1° до + 10°, на повышение колошения он объясняет как результат действия неоднородных условий в момент их выращивания по сравнению с контрольными. Как известно, в его исследованиях опытные растения выращивались в холодной витрине, контрольные — в теплице.

На совершенно противоположную точку зрения в отношении влияния пониженных температур на развитие озимых растений стал Гасснер ([8], [9]), сыгравший исключительную роль в учении о превращении озимых растений в яровые. Исходя из своих наблюдений о выколашивании озимых при осеннем посеве и невыколашивании их при весеннем посеве в условиях Южной Америки, характеризующейся теплой зимой, он пришел к выводу, что для быстрого колошения

озимые должны подвергаться в течение продолжительного периода действию пониженной температуры, хотя бы во время прорастания семян или позже. Под влиянием пониженной температуры озимые настолько сокращают вегетационный период, что колосятся даже раньше, чем близкие к ним яровые. При этом чем выше температура прорастания, тем позже наступает колошение. Гасснер особенно отмечает положительное влияние температур не выше $+6 — +3°$.

Такие же данные о положительном влиянии пониженной температуры, как и в работах Гасснера, были получены в 60-х годах прошлого столетия Грачевым ([22]), работавшим с огородными культурами и сумевшим сократить вегетационный период различных позднеспелых растений охлаждением семян. Но работы его остались мало известными.

Ускоряющее действие пониженных температур на развитие озимых растений было подтверждено также и в опытах ряда других исследователей, работавших в этой области, но окончательное разрешение этого вопроса принадлежит Гасснеру.

Прямым продолжением работ Гасснера по превращению озимых форм в яровые в условиях нашего Союза являются исследования Максимова и Поярковой ([21]) и Максимова и Кроткиной ([22]).

В этих работах авторы, увязав действие пониженных температур на развитие растений со сроками посева, пришли к выводу, что пониженная температура действует на развитие растений ускоряющим образом при поздних сроках посева и не оказывает этого действия при ранних его сроках. Так, в их исследованиях охлажденные растения при посеве в декабре и январе не давали ускорения развития по сравнению с контрольными и дали заметное ускорение при посеве их в марте и апреле. При посеве же в еще более поздние сроки неохлажденные, при тех же сроках посева, не давали выколашивания. Максимов и его сотрудники, несмотря на то, что правильно подошли к разрешению вопроса о влиянии пониженных температур на развитие растений в связи со сроками посева их, не сумели сделать из этого, как и многие другие исследователи, работавшие в этой области, всех тех выводов, которые в дальнейшем нашли свое разрешение в работах акад. Лысенко.

Наряду с действием низких температур на ускорение развития растений, вторым мощным фактором в регулировании длины вегетационного периода растений является фотопериодизм. Гарнер и Аллард ([10], [11]) впервые заметили явление фотопериодизма, или различное реагирование растений на ту или иную продолжительность дня, заключающееся в том, что одни растения быстрее развиваются и плодоносят на коротком дне, другие — на длинном, а третьи совершенно не реагируют, или если и реагируют, то в очень незначительной степени. Растения, быстрее созревающие на длинном дне, ими были на-

званы растениями длинного дня. Сюда относятся все наши хлебные злаки, кроме кукурузы и проса. Противоположной им группой являются растения короткого дня, созревающие быстрее на коротком, 6—12-часовом дне. Таковы растения типа проса, сои, кукурузы, сорго и др. Наконец, третья группа совершенно не реагирует на изменение продолжительности дня. Сюда относятся из изученных к настоящему моменту растений отдельные сорта подсолнечника и некоторые дикорастущие формы.

Такие же данные были получены в более поздних исследованиях Адамса ([1], [2]), Разумова ([27]), Дорошенко ([13]), Дорошенко и Разумова ([14]), Тинкера ([29]), Любименко и Щегловой ([18]) и др. В их исследованиях яровые формы ряда культур, как и в исследованиях Гарнера и Алларда, значительно ускоряли свое развитие при удлинении дня и особенно при беспрерывном освещении. Подтвердились в них также, особенно в исследованиях Харвея ([33]) и Максимова ([19], [20]), ускоряющее действие электрического света на развитие растений и возможность выращивания растений, вплоть до их созревания, исключительно при электрическом освещении.

Более сложным, однако, оказался вопрос о влиянии изменения продолжительности дня на развитие озимых растений, и разрешение этого вопроса связано с еще более поздними, работами, чем при исследованиях яровых форм.

Не имея необходимости, в виду наличия обзора М. Чайлахяна ([34]), разбирать все имеющиеся исследования по этому вопросу, перейдем к рассмотрению других тем.

Новый этап в управлении развитием растений открывается работами академика ВУАН Т. Д. Лысенко. До этого все работы носили лишь характер объяснений сущности явлений; роль же активного вмешательства человека, с целью направления развития растений в нужную сторону, была чрезвычайно ограничена.

Исходным пунктом исследозаний Лысенко ([4]) является учение о стадийности развития растений и взгляд на их вегетационный период как на результат взаимодействия организма растений с внешней средой. Развитие растений,— говорит Лысенко,— состоит из отдельных последовательно сменяющихся, качественно различных стадий». Каждая стадия проходит в строго последовательном порядке, и без прохождения предыдущей стадии растение не может в своем развитии перейти в следующую. Если внешние условия не соответствуют требованиям растения в данной стадии его развития, то последнее на этой стадии останавливается и дальше не идет. Например, озимые растения не плодоносят вследствие несоответствия температуры потребностям одной из стадий озимых растений при весеннем посеве. Если дать им искусственным путем этот недостающий в природных условиях фактор, то они успешно будут плодоносить даже при весеннем

посеве. Отсюда цель яровизации Лысенко видит в том, чтобы «заставить растение плодоносить или ускорить его плодоношение в той полевой обстановке, где оно может расти, но не может плодоносить, или запаздывает с плодоношением». Лысенко вводит положение о принципиальной разнице между ростом и развитием. Рост здесь понимается только как количественное изменение, количественное увеличение массы, тогда как развитие — как качественное изменение, как переход от одной стадии развития в другую.

Весьма важным для применения в практике моментом в работе Лысенко является также и то, что он указал на возможность прохождения подготовки к плодоношению не только в зеленых растениях, но и в семенах, тронувшихся в рост.

Задавшись такой целью, Лысенко начал свою работу с озимыми растениями. Воздействуя на семена последних при прорастании комплексом факторов, в котором ведущим является температура, он добился плодоношения их в первое же лето. Благодаря такой предпосевной обработке типичные озимые, в том или ином районе, получили свойство яровых, оставаясь в то же время наследственно озимыми. Им также было установлено, что, при несоответствии внешних условий требованиям растения, не могут развиваться не только озимые, но и яровые. Этим, в частности, объясняется наличие позднеспелых яровых форм, являющихся промежуточными между озимыми и яровыми формами. При предоставлении растениям требуемых условий позднеспелые яровые созревали одновременно с раннеспелыми и как будто становились таковыми.

Исключительные результаты исследований Лысенко в области превращения озимых форм в яровые и ускорения развития позднеспелых яровых форм, давшие в руки сельскохозяйственных работников мощное орудие в борьбе с засухой, вызвали интерес к этим вопросам в широких кругах работников науки и практики. Сельскохозяйственные опытные станции и различные научно-исследовательские институты включились в изучение вопросов яровизации и дали очень много ценных положений.

II. Задача исследования

Богатое содержание белка в чечевице, придающее ей большую ценность в качестве пищевого продукта и обусловливающее большой спрос на нее на мировом рынке, ставит чечевицу в число важных культур зернового хозяйства. Отсюда и вопрос повышения урожайности чечевицы является одним из существенных для научно-исследовательских и хозяйственных организаций всех тех районов, в которых она возделывается.

В районах недостаточного увлажнения основным условием, огра-

ничивающим урожай чечевицы, является засуха. Особенно страдают от засухи лучшие сорта, так называемые тарелочные чечевицы, имеющие относительно длинный вегетационный период. Так, по данным Петровской селекционной станции Саратовского края [Ососков ([25])], под влиянием засухи и суховеев тарелочная чечевица «вырождается», т. е. теряет крупность и цвет зерна. По данным Ново-Уренской опытной станции, одним из существенных препятствий к получению тарелочной чечевицы высокого качества в районах б. Пензенской губ. и Ульяновского окр. считается засушливость этих районов.

Особенностью Поволжья,— одного из основных районов возделывания чечевицы, в котором находится более 40% всей площади, занимаемой чечевицей в нашем Союзе,— является то, что засушливость здесь, по данным многих лет, увеличивается от весны к середине лета. Вследствие наступления засухи и суховеев к моменту налива чечевицы урожай ее, несмотря на хорошее развитие в начале лета, к моменту созревания значительно сокращается. Поэтому нахождение способов ускорения плодоношения чечевицы и «уведения» ее, таким образом, от губительного действия засухи приобретает исключительное значение.

Яровизация, выдвинутая акад. Т. Д. Лысенко, является в этом отношении особенно перспективной, так как этим путем можно ускорить развитие растений, а тем самым, предоставляя для налива растений несколько дополнительных, более благоприятных дней, можно получить большой урожай.

В задачу настоящих исследований входила, во-первых, разработка методики регулирования длины вегетационного периода хозяйственно ценных сортов чечевицы, поскольку таковая, несмотря на исключительное ее значение в засушливой зоне, до сих пор отсутствует, и, во-вторых, выявление из географической коллекции чечевиц таких форм, которые в яровизированном виде в Поволжьи имели бы более высокую хозяйственную ценность, чем местные.

III. Методика исследования

При выборе сортов для исследования мы исходили из следующих оснований. Как известно из работ Лысенко и др., различные сорта растений реагируют на яровизацию неодинаково. Позднеспелые сорта реагируют на яровизацию в общем сильнее, чем раннеспелые. Во-вторых, в ряде работ, например в работе А. В. Дорошенко ([13]), указывается на наличие некоторой связи между географическим происхождением растений и их реакцией на фотопериод. Среди растений тропических стран чаще встречаются растения короткого дня, хотя общего правила здесь нет. Даже в пределах одной культуры, разновидности, принадлежащие к южным по происхождению, проявляют осо-

бенности типа растений короткого дня. Поэтому мы для наших исследований взяли сорта, различные по длине вегетационного периода и различные по географическому происхождению. Образцы, в количестве 38, из географической коллекции были получены от отдела бобовых культур Всесоюзного института растениеводства, три сорта от Петровской селекционной станции Саратовского края, два сорта от семеноводческого совхоза им. акад. Г. К. Мейстера и один сорт от Красно-Кутской опытной станции. Работа проводилась в физиологической лаборатории Всесоюзного института зернового хозяйства в Саратове в течение двух лет: летом 1933 г. с 9 образцами в условиях вегетационного домика и в 1934 г. с 6 образцами хозяйственных чечевиц в полевых условиях и с 44 образцами в условиях вегетационного домика. При проведении экспериментальной работы автор постоянно пользовался советами и указаниями проф. Н. А. Максимова и проф. И. М. Васильева, а при обработке материала — указаниями проф. А. М. Алексеева, которым приносит глубокую благодарность.

Все образцы чечевицы, взятые для опыта в полевых условиях, согласно работе Барулиной (3), принадлежат к обыкновенным (расы *Lons esculenta*) высококачественным тарелочным чечевицам и являются распространенными в той или иной степени в хозяйственных условиях. Три образца из них (№ 4/105, 4/127 и 6/01), как уже указано выше, были получены от Петровской селекционной станции, два от семеноводческого совхоза им. проф. Г. К. Мейстера (это 22 и 25 линии) и один образец — хозяйственная чечевица ВИЗХ. Постановкой полевых опытов преследовалась задача разработки методики яровизации хозяйственно ценных чечевиц для помощи сельскому хозяйству в борьбе с засухой.

Для опытов в вегетационных условиях, наряду с 31 образцом обыкновенной чечевицы, было взято 12 образцов французской (*Erv. Ervilia*) и 1 образец одноцветковой чечевицы (*Erv. monantha*) (табл. 1).

В виду того, что до настоящих исследований совершенно не было данных по яровизации чечевиц, методика в 1933 г. сводилась к нахождению оптимальных условий для различных сортов. Для этого при яровизации были взяты различные комбинации факторов: температуры и влажности семян при яровизации и сроков яровизации (табл. 2).

Как намачивание семян, так и все последующие работы по яровизации проводились в стеклянных баночках. При влажности 12% в воздушно-сухих семенах приходилось на каждые 100 г семян приливать соответственно 48, 58 и 68 см³ воды.

Яровизация же в 1934 г., в виду большого количества сортового материала в опытах, проводилась исключительно при оптимальных, для той или иной группы чечевиц, условиях яровизации: позднеспе-

Таблица 1

Образцы чечевиц, взятых для опытов в вегетационных условиях

№ по пор.	№ по каталогу и название	Место происхождения	Чечевица по длине вегетационного периода
1	2	3	4
	1. Обыкновенные чечевицы *Lens esculenta*		
1	325 var. *nummularia*	Испания	Очень поздняя
2	324 в/2 » »	Италия	» »
3	16 var. *daghestanica*	Дагестан	Поздняя
4	331/А	Тунис	»
5	22	Саратов	»
6	25	»	»
7	Красно-Кутская хозяйственная	Красный Кут, Саратов. края	»
8	4/105	Петровск	»
9	4/127	»	»
10	6/01	»	»
11	120 var. *nummularia*	Саратов	Среднеспелая
12	255 » »	Пенза	»
13	1695 var. *laccosperma*	Белая Церковь	»
14	210 «Пульмана»	» »	»
15	29 var. *nigra*	Германия	»
16	39 «Дю-Пюи»	Франция	»
17	934	Уфа	»
18	359	Абиссиния	Очень скороспелая
19	419	Афганистан	» »
20	425	Афганистан (Кандагар)	Скороспелая
21	6	Персия	Очень скороспелая
22	506 /I	Малая Азия	Раннеспелая
23	1175	» »	»
24	930	Кипр	»
25	686	Марокко	»
26	932	Египет	»
27	192	Азербайджан	»
28	196	Узбекистан	»
29	1221	Аравия	»
30	487	Болгария	»
31	168/А	Индия	»

Таблица 1 (продолжение)

№ по пор.	№ по каталогу и название	Место происхождения	Чечевица по длине вегетационного периода
1	2	3	4
	Французские чечевицы *Erv. Ervilia*		
1	373	Испания	—
2	9	Бухара	—
3	19	Алжир	—
4	346	Кипр	Скороспелая
5	372	Италия	—
6	71	Армения	—
7	227	Марокко	—
8	230	Тунис	—
9	222	Болгария	—
10	38	Афганистан	—
11	333	Крит	Скороспелая
12	279	Палестина	»
	Одноцветковая чечевица *Erv. monantha*		
1	1102	Испания	—

Таблица 2

Комбинации факторов, при которых производилась яровизация хозяйственных чечевиц 22 и 25

№ по пор.	Яровизация в течение 10 дней		Яровизация в течение 15 дней		Яровизация в течение 20 дней	
	Температура (в °С)	Влажность (в %)	Температура (в °С)	Влажность (в %)	Температура (в °С)	Влажность (в %)
1	0	60, 70, 80	0	60, 70, 80	0	60, 70, 80
2	+ 5	60, 70, 80	+ 5	60, 70, 80	+ 5	60, 70, 80
3	+ 10	60, 70, 80	+ 10	60, 70, 80	+ 10	60, 70, 80
4	+ 15	60, 70, 80	+ 15	60, 70, 80	+ 15	60, 70, 80
5	+ 20	60, 70, 80	+ 20	60, 70, 80	—	—
6	+ 25	60, 70, 80	—	—	—	—

лые — при одних и раннеспелые — при других. Для равномерного впитывания воды семенами процесс намачивания их производился в 3—4 приема, и содержимое баночек время от времени перемешивалось.

При массовой яровизации семян для полевых опытов, когда приходилось иметь дело с большим количеством семенного материала и яровизация производилась не в стеклянных баночках, а в большом помещении (подвальной комнате), указанная влажность в 60—80% оказывалась недостаточной, и приходилось ее увеличивать до 90—95%. Конкретно, при 12% влажности семян это сводилось к приливанию на каждый килограмм семенного материала 780—830 см³ воды. Для равномерного увлажнения семян указанное количество воды вносилось тоже в 3—4 приема, и семена тщательно перемешивались.

После увлажнения семенной материал проращивался, для чего при яровизации семян из географической коллекции стеклянные баночки с семенным материалом переносились в лабораторные комнаты с температурой около 15—18°, а при массовой яровизации температура повышалась оставлением семян в кучах и соответствующим накрытием. С началом прорастания 5—10% семян из общего их количества, что обычно требовало 1½—2 суток времени, семена ставились на яровизацию.

Яровизация семян географической коллекции как в 1933 г., так и в 1934 г. производилась в темных политермостатах с постоянными температурами. Семена, подготовленные вышеуказанным способом, в тех же стеклянных баночках, ставились при этом на различные полки политермостата с температурой 0°, + 5°, + 10°, + 15°, + 20° и + 25°. Значительных изменений во влажности семян в указанных политермостатах за время яровизации не происходит; поэтому приливать воду на семена, и то в очень незначительном количестве (в целях сохранения необходимой влажности от начала до конца яровизации), приходилось только в вариантах с высокой температурой.

Большие трудности в процессе яровизации семян в стеклянных баночках встречались в связи с появлением на семенах грибных заболеваний, особенно в вариантах с высокой влажностью и высокой температурой. Поэтому весь материал, яровизируемый в политермостатах, ежедневно просматривался, и зараженные семена удалялись. Применять же какие-либо меры предупреждения грибных заболеваний в виде протравливания, что имело место в лаборатории Лысенко (1932), мы не решались, вследствие невыясненности влияния указанных веществ на процесс яровизации.

Сравнительно легко проходила работа по яровизации при больших дозах семенного материала, и сводилась она только к поддержанию, в течение определенного срока, требуемой температуры и влажности семян при яровизации.

В целях создания максимально однородных условий для всех вариантов опыта в географической коллекции и лучшего контроля над ними растения выращивались исключительно в условиях вегета-

ционных культур. Для этого брались деревянные ящики размером 37 × 33 × 14 см, содержащие по 14 кг почвы, и высевалось в каждом из них по 8 растений. Повторность в опытах была четырехкратная. В каждый ящик вносились следующие удобрения: суперфосфат в количестве 8 г, азотнокислый аммоний 8 г и хлористый калий 0.3 г. Влажность почвы поддерживалась около оптимальной —60—70% от полной влагоемкости путем полива по объему. Посев произведен в 1933 г. (21 апреля) и в 1934 г. (3 мая).

В полевых опытах повторность была трех- и четырехкратная. Размер делянок по 100 м². Посев производился 27 апреля, тотчас за посевом ранних зерновых; норма высева из расчета 80 кг на 1 га. С целью получения проростков, однородных по росту, из яровизированных и неяровизированных семян последние примерно за два дня до посева намачивались до одинаковой степени влажности, что и яровизированные, и тем самым ростки их доводились до размеров ростков яровизированных.

В опытах с географической коллекцией, наряду с яровизацией, изучалась фотопериодическая реакция всех 44 образцов взятых нами для исследования чечевиц. В качестве длинного дня при этом был взят естественный и в качестве короткого 9-часовой день. В варианте 9-часового дня растениям дневной свет давался с 8 часов утра до 5 часов вечера, а в остальное время растения накрывались деревянными ящиками, не пропускающими света. Действию длинного и короткого дня подвергались как яровизированные, так и неяровизированные растения.

Во всех опытах в качестве основного показателя ускорения развития растений при яровизации служило время цветения. Созревание же плодов хотя и учитывалось, но, ввиду того, что оно у бобовых у одного и того же растения наступает не одновременно, по нашему мнению, не могло служить руководством при оценке ускорения развития растений. В пользу этого же говорят работы акад. Т. Д. Лысенко, проф. Н. А. Максимова и Поярковой ([21]) и др., из которых известно, что яровизация действует только на стадию перехода растений от вегетационного роста к репродуктивному развитию. С этой точки зрения лучше было бы, конечно, брать в качестве показателя ускорения развития не цветение, так как цветение является уже следствием перехода растения к репродуктивному развитию, но ввиду того, что при современном состоянии знаний физиологии развития иных показателей мы не знаем, в качестве такового берется цветение.

IV. Результаты исследований

В результате проведения настоящих исследований, как и в работах со многими другими культурами, выяснилось неодинаковое реа-

гирование на яровизацию различных по длине вегетационного периода сортов. Оказалось, что наибольший эффект в смысле сокращения длины вегетационного периода дают позднеспелые сорта; наоборот, очень плохо реагируют на яровизацию или совершенно не реагируют на нее раннеспелые; промежуточное положение между ними занимают среднеспелые сорта. Позднеспелые сорта как в вегетационных, так и в полевых условиях сокращают вегетационный период на 5—8 дней. Таковыми являются: саратовские чечевицы 22 и 25 линии и хозяйственная чечевица ВИЗХ; петровские чечевицы 4/105, 4/127 и 6/01; красно-кутская хозяйственная чечевица и из географической коллекции — обыкновенные чечевицы 325, 324, 16 и 331/А. Подробные сведения в сокращении вегетационного периода позднеспелых чечевиц представлены в табл. 3.

Таблица 3

Влияние яровизации на сокращение длины вегетационного периода позднеспелых чечевиц

Сорт и вариант опыта	До цветения		До созревания	
	длина периода (в днях)	сокращение периода (в днях)	длина вегетационного периода (в днях)	сокращение вегетационного периода (в днях)
22 линия яровизированная	36	7	76	7
22 » неяровизированная	43		83	
25 » яровизированная	35	6	77	6
25 » неяровизированная	41		83	
Хозяйственная чечевица ВИЗХ яровизированная	35	5	76	6
Хозяйственная чечевица ВИЗХ неяровизированная	40		82	
Красно-кутская хозяйственная яровизированная	38	7	76	7
Красно-кутская хозяйственная неяровизированная	45		83	
4/105 яровизированная	40	5	81	6
4/105 неяровизированная	45		87	
4/127 яровизированная	40	6	82	4
4/127 неяровизированная	46		86	
6/01 яровизированная	36	6	78	7
6/01 неяровизированная	42		85	
325 яровизированная	43	8	91	7
325 неяровизированная	51		84	
324 яровизированная	42	7	91	7
324 неяровизированная	49		98	
16 яровизированная	44	6	87	6
16 неяровизированная	58		93	
331/А яровизированная	43	5	81	5
331/А неяровизированная	48		86	

Не реагируют на яровизацию или слабо реагируют на нее, сокращая период до цветения всего лишь на 1—2 дня, как уже было указано выше, раннеспелые сорта, каковыми являются из обыкновенных чечевиц № 168/А, 1221, 196, 192, 922, 686, 487, 930, 506/1, 6, 425 и 410; из французских чечевиц — 373, 9, 346, 227 и 38. Образцы же 1175, 359 и 230, числящиеся очень раннеспелыми, при яровизации, вместо сокращения вегетационного периода, дают удлинение. Так, цветение образцов 1175 и 359 задерживается при яровизации на 3 дня и 230— на 5 дней.

Остальные 14 образцов взятых в исследовании чечевиц, являющиеся среднеспелыми, сокращают вегетационный период на 3—4 дня. К ним относятся из обыкновенных чечевиц образцы 120, 255, 1695, 210, 29 и 39 и из французских — 19, 372, 71, 230, 222, 333 и 279.

Наилучшими условиями яровизации для позднеспелых форм являются: температура около 8—10°, влажность семян при яровизации около 90—95% и срок яровизации 10—12 дней.

Оптимальные условия яровизации находились экспериментальным путем из взятых для этого комбинаций факторов. При этом критерием принималось наибольшее сокращение периода между всходами и цветением.

При других условиях яровизации сокращение вегетационного периода получается на меньший срок. В частности, 20-дневное пребывание проращенных семян 22 и 25 линии при 0° дает сокращение вегетационного периода до цветения на 3—4 дня и при 5°— на 4—5 дней. Картина сокращения вегетационного периода растений до цветения в зависимости от температуры, при прочих равных условиях, представлена в табл. 4.

Таблица 4

Сокращение вегетационного периода чечевиц в зависимости от температурных условий яровизации

Температура (в °С)	22 линия	25 линия	Красно-кутская
	(в дня х)		
0	3	4	Опытов не было
+5	4	6	3
+10	6	8	6
+15	4	4	2

Лучшими условиями яровизации среднеспелых сортов являются температура около 12—13°, 90—95% влажности и срок яровизации в 8—10 дней. При этих условиях успешно проходит процесс яровизации и не получается быстрого прорастания семян.

В отношении урожайности учитывались только полевые опыты, и результаты этих исследований приведены в табл. 5.

Таблица 5

Влияние яровизации на урожай чечевиц в полевых опытах

Сорт и вариант опыта	Урожай зерна в килограммах на 1 га				Средний % повышения урожая
	в I повт.	во II повт.	в III повт.	в IV повт.	
Яровизированная хозяйственная ВИЗХ . . .	1254.3	2264.4	2220.0	1913.5	
Неяровизированная хозяйственная ВИЗХ . .	1087.8	1931.4	1680.6	1665.0	
Повышение урожайности	15.5%	17.2%	35.7%	14.9%	20.8
Яровизированная 25 . .	1764.9	2275.5	2586.3	2381.5	
Неяровизированная 25 .	1720.5	1942.5	1853.7	2053.5	
Повышение урожайности	2.5%	17.1%	39.5%	15.9%	18.7
Яровизированная 22 . .	1620.6	2375.4	2308.8	2159.0	
Неяровизированная 22 .	1343.0	2109.0	2153.4	1665.0	
Повышение урожайности	20.6%	12.6%	7.6%	29.6%	17.6
Яровизированная 6/01 .	1554.0	2097.9	1953.6	—	
Неяровизированная 6/01	1354.2	1753.8	1653.9	—	
Повышение урожайности	14.7%	19.6%	18.1%	—	17.4
Яровизированная 4/127	1772.8	1920.3	1842.6	—	
Неяровизированная 4/127	1642.8	1476.3	1665.0	—	
Повышение урожайности	7.9%	30.0%	10.6%	—	16.1
Яровизированная 4/105	1919.6	1975.0	2184.8	—	
Неярозизированная 4/105	1787.1	1676.1	1920.3	—	
Повышение урожайности	7.4%	17.8%	13.6%	—	12.9

Как видно из приведенных данных, благодаря яровизации урожайность чечевиц повышается от 12.9 до 20.8%. То же самое подтверждается данными накопления органического вещества, где яровизированные растения показывают определенное ускорение (табл. 6).

Из данных табл. 6 видно, что процесс накопления органического вещества идет быстрее у яровизированных растений. Прекрасным материалом, подтверждающим это положение, являются результаты нашей специальной работы о влиянии яровизации на накопление органического вещества растениями [Коновалов ([15])], выполненной

Таблица 6

Ход накопления органического вещества у яровизированных и неяровизированных растений

Сорт и вариант опыта	Вес 200 растений после высушивания растений (в граммах)					Примечание
	1/VI	11/VI	21/VI	11/VII	День уборки	
Яровизированная хозяйственная чечевица ВИЗХ	107.4	250.5	496.5	1005	881	В таблице, ввиду того, что другие повторности опыта подтверждают то же самое, приводятся только данные одной повторности
Неяровизированная —»— .	88.4	226.0	483.5	1130	944	
Яровизированная 6/01	118.0	225.0	573.5	1345	936	
Неяровизированная 6/01 . . .	112.8	204.4	545.0	1452	1397	
Яровизированная 22	128.4	326.4	526.5	970	1069	
Неяровизированная 22 . . .	119.4	300.4	517.0	1102	1111	
Яровизированная 4/127 . . .	108.6	280.0	453.5	864	992	
Неяровизированная 4/127 . .	97.6	246.1	537.5	1000	930	
Яровизированная 25	108.4	223.0	565.5	1167	1114	
Неяровизированная 25	96.0	213.0	542.5	1187	1081	
Яровизированная 4/105 . . .	99.0	209.8	286.5	944	724	
Неяровизированная 4/105 . .	88.0	205.6	481.5	1201	995	

в оранжерее, где не было совершенно засух и суховеев и где растения развивались в исключительно благоприятных условиях. В этих опытах яровизированная пшеница в первые 12 дней ее развития на каждое растение давала повышение накопления органического вещества, по сравнению с контрольными, на 10.5%; в 24 дня — на 8.5%; в 36 дней, совпавшие с началом колошения яровизированных растений,— на 15.7% и в конечном урожае — на 13.7% в отношении общей массы и на 13,6% в отношении массы семян. Такое же явление наблюдалось и на чечевице.

Яровизированные растения чечевицы в первые 12 дней ее развития накопили органических веществ на 17.39% больше, чем контрольные; в 24 дня — на 14.81%; в 36 дней — на 10.29% и в конечном урожае — на 10.54% в отношении общей массы растений и на 12.5% в отношении массы семян. Для большей убедительности процитированного положения. приведем из той же работы две таблицы (табл. 7 и 8).

Эти таблицы одновременно дают доказательство наличия не только косвенного влияния яровизации на повышение урожая, но и прямого, непосредственного. Более подробно об этом наши взгляды высказаны в упомянутой выше работе, проведенной под руководством проф. Н. А. Максимова и проф. М. И. Васильева и преследовавшей специально задачу выяснения влияния яровизации на накопление органических веществ растениями.

Таблица 7

Ход накопления органического вещества растениями пшеницы в связи с яровизацией в условиях оранжереи

Проба и дата взятия пробы	Урожайность в абсолютных цифрах				Повышение урожая (в процентах)
	вес сухой массы 10 яровизир. растений (в г)	вес сухой массы 10 контрольных растений (в г)	разность (в г)	достоверность разности	
1-я проба взята 2/II . .	0.236±0.004	0.221±0.002	0.015±0.004	3.7	10.5
2-я » » 20/II .	2.87 ±0.007	2.637±0.018	0.24 ±0.018	13.0	8.5
3-я проба взята 4/III в начале колошения яровиз.					
Общий вес	8.73 ±0.009	7.54 ±0.009	1.19 ±0.13	9.15	15.7
Вес стеблей	6.79 ±0.094	5.89 ±0.005	0.9 ±0.094	9.5	15.2
Вес листьев	1.15 ±0.015	0.29 ±0.012	0.16 ±0.019	8.4	16.2
Вес колосьев	0.81 ±0.017	0.67 ±0.015	0.14	6.09	20.9
4-я проба взята 10/III в начале колошения контрольных					
Общий вес	10.35 ±0.010	9.20 ±0.011	1.15 ±0.16	7.1	12.5
Вес стеблей	7.55 ±0.096	6.73 ±0.083	0.820±0.127	6.4	12.1
Вес листьев	1.70 ±0.025	1.52 ±0.023	0.18 ±0.034	5.2	11.9
Вес колосьев	1.075±0.028	0.952±0.022	0.123±0.036	3.2	12.9
5-я проба взята в день уборки (яровизиров. 25/IV, контр. 30/IV)					
Общий вес	39.59 ±0.311	36.82 ±0.308	2.77 ±0.45	6.1	13.7
Вес семян	3.93 ±0.071	3.46 ±0.049	0.47 ±0.08	5.4	13.6

Только во влажные годы, когда имеются благоприятные условия для вегетационного роста, неяровизированные растения могут, правда, в более длительный срок достичь тех же результатов или даже перегнать по количеству накопленного органического вещества яровизированные растения. Этим, в частности, объясняется получение меньшего эффекта, в смысле повышения урожая, от яровизации во влажные годы. Однако такие условия в засушливых районах бывают очень редко. В этих районах очень часто, даже во влажные годы, к моменту созревания зерновых растений наступает засуха, и неяровизированные растения, несмотря на большее количество накопленного органического вещества в период их вегетации, дают меньший урожай семян.

1934 год является в этом отношении типичным для Поволжья, и результаты этого года полностью подтверждают высказанное положение. В этом году, несмотря на большее количество общей массы

Таблица 8

Ход накопления органического вещества растениями чечевицы в связи с яровизацией в условиях оранжереи

Проба и дата взятия пробы	Урожайность в абсолютных цифрах				Повышение урожая (в процентах)
	вес сухой массы 10 яровизир. растений (в г)	вес сухой массы 10 контрольн. растений (в г)	разность (в г)	достоверность разности	
1-я проба взята 8/II . .	0.27 ±0.004	0.23±0.005	0.4 ±0.007	5.7	17.39
2-я проба взята 20/II в начале цветения яровиз.	0.62±0.005	0.54±0.004	0.08±0.008	10.0	14.81
3-я проба взята 1/III в начале цветения контрольных	1.50±0.008	1.36±0.008	0.14±0.10	14.0	10.23
4-я проба взята при уборке (яровиз. 17/IV, контр. 21/IV)					
Общий вес	4.93±0.027	4.46±0.018	0.47±0.029	16.2	10.54
Вес семян	0.72±0.002	0.64±0.006	0.08±0.007	11.4	12.5

органического вещества конечного урожая на неяровизированных делянках, урожай семян получился больше на яровизированных. Цифровой материал в соотношении урожая семян к общей массе на яровизированных и неяровизированных делянках приведен в табл. 9.

Таблица 9

Соотношение общей массы конечного урожая с массой семян в зависимости от яровизации

Сорт и вариант опыта	Урожай с делянки (в кг)		Примечание
	общей массы	массы семян	
Яровизированная хоз. чечевица ВИЗХ	35.40	16.30	В таблице, вследствие нежелания загромождать работу цифрами, приводим только средние данные четырех повторностей
Неяровизированная . . . . —»— . .	38.30	13.70	
Яровизированная 6/01	70.75	12.60	
Неяровизированная 6/01	74.95	10.70	
Яровизированная 22	58.50	17.90	
Неяровизированная 22	62.80	16.40	
Яровизированная 4/127	53.75	11.80	
Неяровизированная 4/127	59.73	10.80	
Яровизированная 25	56.45	18.20	
Неяровизированная 25	58.85	17.05	
Яровизированная 4/105	51.40	11.90	
Неяровизированная 4/105	57.40	12.10	

Пояснением к полученным в исследовании результатам о соотношении семян и общей массы конечного урожая у яровизированных и неяровизированных растений служит абсолютный вес семян (табл. 10).

Таблица 10

Абсолютный вес семян

Сорт и вариант опыта	Вес 1000 семян
Яровизированная хоз. чечевица ВИЗХ	43.82
Неяровизированная хоз. чеч. ВИЗХ	40.70
Яровизированная 22	62.50
Неяровизированная 22	59.11
Яровизированная 6/01	73.95
Неяровизированная 6/01	72.73
Яровизированная 25	58.13
Неяровизированная 25	56.59
Яровизированная 4/127	58.46
Неяровизированная 4/127	56.11
Яровизированная 4/105	57.96
Неяровизированная 4/105	53.83

Таблица 11

Количество осадков и температура за июнь и июль 1934 г. в условиях Саратова

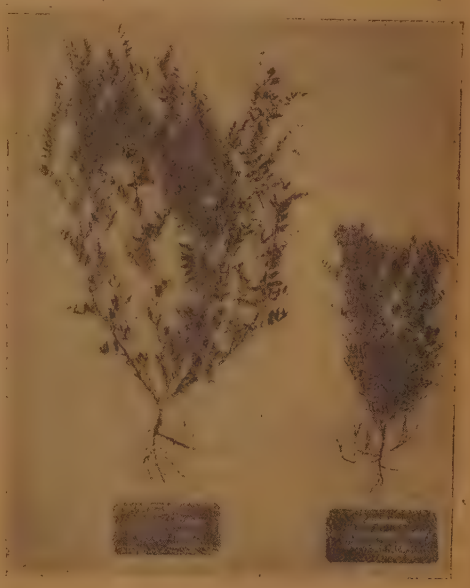
За время	Средняя температура за сутки (в °С)	Количество осадков за декаду (в мм)
С 1 по 10 июня	16.47	14.5
» 11 » 20 »	16.39	27.4
» 21 » 30 »	17.39	26.2
» 1 » 10 июля	24.31	2.8
» 11 » 20 »	22.19	8.4
» 21 » 30 »	21.80	2.1

Как видно из таблицы абсолютный вес семян яровизированных растений больше, чем у неяровизированных. Объясняется это тем, что время созревания их, вследствие сокращения вегетационного периода, совпало, как уже было указано выше, с более благоприятными климатическими условиями. Вместе с тем к моменту созревания неяровизированных растений наступила засуха, семена их вследствие этого оказались щуплыми, и они, несмотря на большую вегетативную массу, дали меньший урожай семян, чем яровизированные. Так, по данным заведующего отделом метеорологии Всесоюзного института зернового хозяйства проф. Г. Э. Давида, температура и осадки во второй половине июня, когда проходило в большей части репродуктивное развитие яровизированных растений, оказались более благоприятными для налива семян, чем в первой половине июля, совпавшей с периодом репродуктивного развития неяровизированных растений (табл. 11).

В результате такого повышения температуры и снижения количества осадков в первой половине июля получился ненормальный налив и малый урожай семян у неяровизированных растений.

Если чечевица в целом реагирует на изменение продолжительности длины дня, как растение длинного дня, и ускоряет свое развитие на длинном дне, то в пределах этой культуры имеется сильное вари-

ирование в образцах. Среди взятых нами для исследования образцов имеются такие, которые реагируют на изменение продолжительности длины дня, как типичные растения длинного дня, и такие, которые к изменению продолжительности дня относятся или безразлично, или, если и реагируют, то в очень незначительных размерах. Образцы 325, 324, 72, 331/А, 22, 25, 4/127, 4/105, 6/01, красно-кутская и хозяйственная чечевица ВИЗХ, относящиеся к позднеспелым, на естественном дне зацвели около 15—25 июня, на коротком же, 9-часовом дне — между 1 и 15 сентября. Как видно из приведенных данных, цветение этой группы чечевиц на коротком дне задерживается на 2—2$^1/_2$ месяца. К нереагирующим или слабо реагирующим на изменение продолжительности дня относятся образцы: из французских чечевиц — 279, который зацвел одновременно около 8—10 июня, как на естественном, так и на коротком, 9-часовом дне; из обыкновенных чечевиц — 168/А, который зацвел одновременно около 9—11 июня, и 1221, который зацвел одновременно около 10—13 июня, как на коротком, так и на длинном дне. Образцы 196, 192, 932 и 686 показали 3—5-дневное ускорение на длинном дне.



Фиг. 1. Саратовская чечевица 25 I. Растения левого ящика развивались все время на длинном 15—17-часовом дне и растения правого ящика на коротком 9-часовом дне

Все остальные образцы как обыкновенной, так и французской чечевицы относятся к промежуточным между описанными выше двумя типами и дают ускорение в цветении от 5 дней до 1$^1/_2$—2 месяцев. К этой же группе относится взятый образец одноцветковой чечевицы, который зацвел на естественном дне 1 июля и на коротком — около 15 августа.

Особенностью всех образцов чечевиц, за исключением форм, не реагирующих на изменение продолжительности дня, является то, что процесс цветения их на коротком дне протекает в более длительный срок и недружно. Если цветение основной массы бутонов растения на естественном дне проходит з 4—5 дней, то на коротком этот процесс затягивается на 10—12 дней. При этом процесс цветения принимает более затяжной характер у позднеспелых форм.

Разницы в реагировании на изменение продолжительности длины дня между яровизированными и неяровизированными растениями не существует.

Далее, в согласии с результатами других работ (Дорошенко, 1927), наши исследования подтверждают, до некоторой степени, наличие связи между географическим происхождением растения и его реакцией на фотопериод. Все образцы чечевиц, за исключением 325, 324, B/2 и 331/A, относящихся к южным по происхождению, проявляют в большей степени особенности типа растений короткого дня, чем наши местные. Образцы же 325, происходящие из Испании, 324 и B/2 — из Италии и 331/A — из Туниса, хотя и являются южными,

Фиг. 2. Саратовская чечевица 22 I. Растения левого ящика развивались все время на длинном 15—17-часовом дне и растения правого ящика на коротком 9-часовом дне

но реагируют на изменение продолжительности длины дня, как растения типичного длинного дня. Они на естественном дне зацвели около 15—25 июня, а на коротком, 9-часовом дне — только около 1—15 сентября. Следовательно, возводить в правило связь между географическим происхождением растений и их реакцией на фотопериод нет оснований. Здесь имеется только частичная связь.

Однако действие фотопериодического фактора не ограничивается одним лишь удлинением или укорочением длины вегетационного периода растений, а имеет на них более глубокое действие. Все позднеспелые формы чечевиц, взятые в наших исследованиях, наряду с сокращением вегетационного периода, лучше развивались на длинном, 16—17-часовом дне и давали при этом бóльшую массу. Таким образом, данные настоящих исследований в этом отношении, как и в работах акад. Лысенко, приводят значительный материал в доказательство неверности теории об антагонизме между ускорением плодоношения и вегетативным ростом растений. Для большей наглядности к сказанному приводим два рисунка (фиг. 1 и 2).

Формы же, относящиеся к раннеспелым чечевицам, как уже было указано выше, одновременно, или почти одновременно, начинают плодоносить как на коротком, 9-часовом так и на длинном 15—17-часовом дне, но большую вегетативную массу дают на коротком дне. Ярким примером таких форм является аравийская чечевица 1221 (фиг. 3).

В заключение особо следует указать на то, что многие южные формы географической коллекции совершенно не страдали от энтомологических вредителей и выделялись в этом отношении, как устой-

Фиг. 3. Аравийская чечевица № 1221. Растения левого ящика все время развивались на длинном 15—17-часовом дне и растения правого ящика на коротком 9-часовом дне

чивые формы, и могли бы быть ценным материалом при выведении новых сортов чечевиц. С другой стороны, французские чечевицы и одноцветковая чечевица выделялись среди других форм обилием вегетативной массы у них и, с нашей точки зрения, могли бы быть предметом внимания наших работников, занимающихся выявлением кормовых ресурсов. Однако, не имея достаточного материала для дальнейших суждений, мы здесь ограничиваемся лишь простым указанием этих фактов.

V. Заключение

Как уже говорилось выше, чечевица быстрее приступает к плодоношению на длинном дне и является растением длинного дня. Но в пределах этой культуры имеются такие формы, которые к изменению продолжительности дня относятся безразлично и с одинаковым успехом могут развиваться как на длинном, так и на коротком дне. В настоящей работе нам не удалось найти форм чечевиц, реагирующих на изменение продолжительности дня, как типичные растения короткого дня, но, логически рассуждая, можно допустить возможность их существования. К выводу о возможности их существования приводят нас два обстоятельства: с одной стороны, наличие форм, безразлично относящихся к изменению продолжительности дня и постепен-

ного перехода их к формам типичного длинного дня, а с другой — данные неопубликованной работы старшей научной работницы лаборатории физиологии растений Саратовского селектроцентра Н. Г. Васильевой с подсолнечником. По данным ее работы, среди подсолнечников имеются формы как типичного длинного, так и типичного короткого дня.

Не имея достаточного материала для дальнейших суждений по этому вопросу, мы здесь ограничимся лишь сообщением факта. Дальнейшее же изучение фотопериодической реакции растений в пределах вида имеет исключительное значение и заслуживает организации его в ближайшее время.

Вторым, не менее важным моментом в наших исследованиях является вопрос о связи между географическим происхождением растений и их фотопериодической реакцией. Здесь, в согласии с работами других лабораторий, наши исследования подтверждают некоторую связь между географическим происхождением растений и их фотопериодической реакцией. Формы, южные по происхождению, проявляют в большей мере особенности типа растений короткого дня, и среди них чаще встречаются растения, безразлично относящиеся к изменению продолжительности дня. Однако среди них имеются такие формы, которые вышеуказанному положению не подчиняются и реагируют на изменение продолжительности дня, как типичные растения длинного дня. Наиболее яркими, в этом отношении, являются позднеспелые южные чечевицы 325 (Испания), 324, В/2 (Италия) и 331/А (Тунис), которые на изменение продолжительности дня реагируют, как типичные растения длинного дня. Они на естественном дне зацвели около 15—25 июня, а на коротком, 9-часовом дне — только около 1—15 сентября.

В связи с этим положением следует указать еще на то обстоятельство, что все позднеспелые формы чечевиц, независимо от места происхождения их, реагируют на изменение продолжительности дня, как растения длинного дня. Так, например, все формы, взятые для исследования в полевых опытах, и те же формы, 325, 324, В/2 и 331/А, из южных, являющиеся самыми позднеспелыми в настоящей работе, на естественном дне зацвели на 2—2½ месяца раньше, чем на коротком. Значительно раньше зацвели на естественном дне, также нормально, поздне- и среднеспелые чечевицы.

Наконец, о накоплении органического вещества яровизированными и неяровизированными растениями. Яровизированные растения, как показали настоящие исследования, быстрее накапливают органические вещества и быстрее заканчивают цикл своего развития по сравнению с неяровизированными растениями.

В годы, когда засуха и суховеи наступают к середине лета, неяровизированные растения, вследствие неблагоприятных климатических

условий, не могут догнать по количеству накопленного органического вещества яровизированные растения.

Во влажные же годы, каковым является первая половина лета 1934 г., неяровизированные растения могут догнать по количеству накопленного органического вещества яровизированные растения. Но такие условия в засушливых районах бывают очень редко, и здесь очень часто, даже в такие годы к моменту налива сельскохозяйственных растений, наступает засуха, и урожай зерна получается у неяровизированных растений меньше, чем у яровизированных, несмотря на большую массу их общего урожая.

VI. Выводы

В результате проведения настоящих исследований по регулированию длины вегетационного периода у чечевиц мы приходим к следующим основным выводам.

1. Различные по длине вегетационного периода чечевицы реагируют на яровизацию неодинаково. Наибольшее реагирование на яровизацию, сокращением вегетационного периода до фазы цветения на 6—8 дней, дают позднеспелые; совершенно не реагируют на яровизацию или слабо реагируют на нее раннеспелые, и промежуточное положение между ними занимают среднеспелые, сокращающие вегетационный период на 3—5 дней.

2. Яровизация, сокращая вегетационный период чечевиц, способствует повышению урожая их в засушливых районах. Различные образцы чечевиц при яровизации дают повышение урожая от 12.9 до 20.8%.

3. Накопление органического вещества идет быстрее у яровизированных растений, и только во влажные годы, когда климатические условия позволяют нормальное развитие неяровизированных растений и последние, имея более длительный срок развития, могут догнать по количеству накопленного в конечном итоге органического вещества яровизированные растения. Однако такие неблагоприятные условия в засушливых районах бывают очень редко, и урожай семян почти всегда получается больше от яровизированных растений.

4. Чечевица — растение длинного дня, но в пределах этой культуры имеются такие образцы, которые на изменение продолжительности длины дня совершенно не реагируют и могут с таким же успехом, как и на длинном дне, развиваться на коротком.

5. Зависимость между географическим происхождением чечевиц и их реакцией на фотопериод подтверждается, но не у всех форм. Обычно среди растений, южных по происхождению, встречаются чаще растения типа короткого дня, и наоборот.

6. Яровизация чечевиц, так же как и других культур, проходит при различных комбинациях внешних условий, при которых вообще

возможно течение физиологических процессов в проросших семенах, но быстрота прохождения яровизации всегда ускоряется при оптимальных и замедляется при менее благоприятных условиях.

Лучшими условиями для яровизации позднеспелых чечевиц являются температура около 8—10° С, влажность семян 90—95% и срок яровизации в 12—13 дней. Лучшие условия для яровизации среднеспелых чечевиц — это 90—95% влажности семян, 12—13° С температуры и срок яровизации в 8—9 дней.

7. Географическая коллекция чечевиц является прекрасным материалом для селекционной работы: южные формы обыкновенных чечевиц, как устойчивые против грибных заболеваний и энтомологических вредителей, для целей скрещивания при выведении новых сортов, и французские чечевицы, как выделяющиеся обилием вегетативной массы для кормовых целей.

Институт физиологии растений.
Академия Наук СССР.
Москва.

Поступило
10. III. 1937.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Adams, Does Light Determine the Date of Heading out in winter rye, Amer. Journ. of Bot., 11, 1924.
[2] Adams, Duration of Light and growth, Ann. Bot., 28, 1924.
[3] Барулина, Чечевица СССР и других стран. Приложение 40-е к Трудам по прикладной ботанике, 1930.
[4] Бюллетень яровизации, № 1, 2—3 и 4.
[5] Вавилов Н. И. и Кузнецова Е. С., О генетической природе озимых и яровых растений, Известия агрономич. факультета Саратовского университета, вып. 1, 1921.
[6] Вакар Б. А., К вопросу о влиянии температуры на выколашивание озимых ржи и пшеницы, Научно-агрономич. журнал, т. 12, 1925.
[7] Васильев И. М., Яровизация озимых и морозостойкость, Доклады Академии Наук СССР, т. 4, № 3, 1934.
[8] Gassner, Beobachtungen und Versuche über den Anbau und die Entwicklung von Getreidepflanzen im subtropischen Klimat, Jahresb. Vereinigung für Angewandt Bot., 8, 1910.
[9] Gassner, Betreige zur physiologischen Charakteristik Sommer und Winterannueller Gewächse unserer Getreidepflanzen, Ztschr. Bot., 10, 1918.
[10] Garner and Allard, Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction on plants, Journ. of Agric. Res., 18, 1920.
[11] Garner and Allard, Further studies in photoperiodisme; the response of the plant to relative length of day and night, Journ. of Agric. Res., 23, 1923.
[12] Гребенников П. Е., К вопросу о видимом различии между озимыми и яровыми пшеницей и рожью в длине вегетационного периода, Научно-агрономич. журнал, № 9, 1928.
[13] Дорошенко А., Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их происхождением, Труды по прикладной ботанике, 17, 1927.
[14] Дорошенко А. и Разумов В., Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их происхождением, II, Труды по прикладной ботанике, 22, 1929.

[15] Коновалов И. Н., Влияние яровизации на накопление органического вещества, Доклады Академии Наук СССР, т. II, № 1 (87), 1936.
[16] Körnike und Werner, Handbuch des Getreidebaues, 1885.
[17] Лебединцева Е. В., Значение длины дня для выколашивания озимых, Труды по прикладной ботанике, серия III, № 3/5, 1933.
[18] Любименко В. И. и Щеглова О. А., О фотопериодической адаптации растений, Журнал Русского ботанич. общества, 12, 1927.
[19] Максимов Н. А., Культура растений на электрическом свете и применение ее для семенного контроля и селекции, Научно-агрономич. журнал, т. 2, 1925.
[20] Максимов Н. А., Культура растений на искусственном свете, журнал «Природа», № 5–6, 1933.
[21] Максимов Н. А. и Пояркова А. И., К вопросу о физиологической природе различия между яровыми и озимыми расами хлебных злаков, Труды по прикладной ботанике, т. 14, 1925.
[22] Максимов Н. А. и Кроткина, Исследование над последствием пониженной температуры на длину вегетационного периода, Труды по прикладной ботанике, т. 23, вып. 2, 1930.
[23] Муринов А. Д., Колошение озимых ржи и пшеницы при яровом посеве, Журнал опытной агрономии, т. XIV, 1913.
[24] Муринов А. Д., К биологии озимых хлебов. Колошение озимых ржи и пшеницы при яровом посеве, Из результатов вегетационных опытов и лабораторных работ Московского с.-х. института, т. 9, 1914.
[25] Ососков Ф., Тарелочная чечевица. ОГИЗ, Нижневолжск. краевое изд., Саратов, 1933.
[26] Прянишников Д. Н., Частное земледелие, 1922.
[27] Разумов В. И., О фотопериодическом последействии в связи с влиянием на растения различных сроков посева, Труды по прикладной ботанике, т. 23, вып. 2, 1930.
[28] Стебут А., Анабиоз в вопросе о перезимовании озимей, Вестник сельского хозяйства, № 6, 1916.
[29] Tinker, Effect of length of day upon the growth and reproduction of some economic plants, Ann. Bot., 29, 1935.
[30] Тихонов П. М., «Яровые» модификации озимых злаков, Изв. Казанск. института сел. хозяйства и лесоводства, № 1, 1928.
[31] Топорков, К биологии озимой пшеницы, Сельское хозяйство и лесоводство, 1899.
[32] Haberlandt, Über den Einfluss des Frostes auf gequollene Leinsamen und die daraus gezogenen Leinpflanzen, Die Landwirtschaftlichen Versuchstationen, Bd. XXI, 1878.
[33] Harvey, Growth of plants in artificial light from seed to seed, Science, № 56, 1922.
[34] Чайлахян М. Х., Исследование физиологической природы различий яровых и озимых растений, Изд. Академии Наук СССР, Ленинград, 1934.

J. N. KONOVALOV. REGULATING THE LENGTH OF THE VEGETATIVE PERIOD OF LENTILS

SUMMARY

The purposes of the present investigation were: 1) to elaborate the methods of shortening the vegetative period of the commercial forms of lentils since these, in spite of their great importance for the dry zone, are not established up to now, and 2) to single out, from the

geographical collection of lentils, forms which when yarovized would be of greater commercial value for the Volga region than its native strains. For these experiments 44 samples of lentil with various length of their vegetative period and of different geographical origin were taken. The tests of 6 samples were conducted under field and laboratory conditions, while the rest, 38 samples, were investigated only in hot houses.

In regulating the length of the vegetative period of the plants, the yarovization method of T. D. Lysenko and the method of photoperiod were employed. Yarovization was effected with different temperatures and amounts of moisture of seed, during different intervals of time. To ascertain the photoperiodic reaction of lentils, the plants were grown under the conditions of varying day lengths.

The following conclusions were drawn from these experiments:

The lentils which differed in length or vegetative period responded differently to yarovization. The late strains which shortened their pre-blooming period by 6—8 days were most susceptible to yarovization; the early lentils did not respond at all to yarovization; the medium strains, which shortened their pre-blooming period by 3—5 days, were intermediate between these two. Yarovization besides shortening the vegetative period of lentils increases their yields in dry regions. Different samples of lentils after yarovization increased their yield from 12.9% to 20.8%.

The best conditions for yarovization of late lentil are: temperature, from 8—10° C, moisture of seed, 90—95%; and the duration of the treatment, 12—13 days.

The lentil is a long day plant, but within this species there are varieties which thrive in long and short day quite alike.

The dependence of the photoperiodic response of lentils on their geographical origin was confirmed, but not with regard to all forms. Usually the plants of short-day type are more frequently found among the forms originating from the southern regions and vice versa.

Accumulation of organic matter proceeds faster in plants subjected to yarovization.

The geographical collection of lentils is excellent material for breeding work. We may note that the southern varieties of the common lentil, resistant to fungus diseases and insect pests, and the French lentil, exceedingly abundant in vegetative mass, are forms suitable for crossing purposes when breeding new strains of lentil.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Г. И. АБОЛИНА

УРОЖАЙ РАСТЕНИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАЗЛИЧНЫХ ДОЗ УГЛЕКИСЛЫХ СОЛЕЙ КАЛЬЦИЯ, КАЛИЯ И МАГНИЯ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Основной задачей настоящей работы являлось развитие проблемы, поставленной акад. К. К. Гедройцем, о коренном улучшении свойств природных почв путем исправления их состава поглощенных катионов для повышения урожаев.

Автором получены данные, говорящие о возможности создания благоприятных условий для развития сельскохозяйственных растений путем внесения углекислых солей кальция, магния и калия на кислой подзолистой почве.

1. Задача опыта

Известкование почвы является одним из могущественных средств для поднятия урожайности почв подзолистой зоны Советского Союза, а потому вопросы, связанные с применением извести, заслуживают особого внимания.

Как известно, кальций извести не только нейтрализует избыточную почвенную кислотность, создает условия для эффективного использования минеральных удобрений, но и вызывает в самом поглощающем комплексе почвы благоприятные изменения, ведущие к повышению урожая. Наряду с этим, как уже подчеркивал акад. К. К. Гедройц (1930 г.), почва, насыщенная одним лишь кальцием, далеко не дает еще максимального урожая. Урожаи могут быть значительно повышены при введении в почвенный поглощающий комплекс ряда других катионов, как K и Mg, и при изменении соотношения между количествами уже существующих в почве обменных катионов. Широкое применение извести требует проверки возможного предела внесения Mg с целью получения оптимальных соотношений между Ca и Mg, обеспечивающих высокие урожаи растений. Акад. Гедройц увязывал взаимодействие различных соотношений, в частности Ca и Mg, с поглощающим комплексом почвы и результат этого взаимодействия изучал на растении. Не-

сомненно, представляет большой интерес установление зависимости между соотношением Ca и Mg в почве и в самом растении.

По вопросу о возможности повышения урожаев сельскохозяйственных культур на кислых почвах, при совместном внесении в нее Ca и K, имеется ряд работ, в том числе и наши данные (Аболина, 1935) говорят не только о большом эффекте в урожае на подзолистой почве при комбинации доз извести и калия, но и о благоприятном для растений изменении состава катионов поглощающего комплекса и об изменении характера поглощения и накопления растениями питательных элементов. Необходимо далее сослаться на работу акад. О. К. Кедрова-Зихмана и О. Э. Кедровой-Зихман (1934), давшую весьма обстоятельный материал о влиянии катионов на рост и развитие растений и изменение состава различных катионов почвенного поглощающего комплекса. Проведенный нами ранее небольшой опыт по методу акад. Гедройца с насыщением торфа обменными катионами (Ca, Mg и K) указал на возможность получения больших урожаев при определенном процентном насыщении емкости обмена кислой почвы углекислыми солями Ca, Mg и K. Проверка этого опыта в естественных условиях на кислой подзолистой почве является основной задачей настоящей работы.

Для установления оптимальных соотношений между дозами Ca, Mg и K представляет интерес также определение характера накопления питательных элементов в различных частях растений (лист, стебель, колос) в зависимости от фазы развития, так как обеспеченность сельскохозяйственных растений питательными веществами не может исчерпываться установлением одного только первоначального запаса этих веществ в почве. Одно и то же количество питательного вещества, имеющееся в почве, может быть в разные фазы развития растения различно использовано.

Для выяснения наилучших сроков внесения удобрения, с тем чтобы иметь возможность приурочивать эти сроки к периодам наибольшей потребности в них растений, и для установления наилучших комбинаций доз Ca, Mg и K в почве нами и был поставлен настоящий опыт.

Для разрешения поставленной задачи весной 1935 г. в лаборатории извести в ВИУАА [1] были проведены вегетационные опыты, сопровождавшиеся изучением:

1) влияния различного соотношения углекислых солей Ca, Mg и K в почве на урожай растений;

2) изменения реакции почвы под влиянием совместного внесения Ca, Mg и K;

[1] В настоящей работе принимала участие лаборантка С. Баранник.

3) характера накопления питательных элементов в различных частях растений (листьях, стеблях, колосьях) на фоне различных комбинаций углекислых солей Ca, Mg и K и в разные фазы развития.

2. Методика работы

Вегетационные опыты были проведены на сильно оподзоленном суглинке — целине совхоза «1-го Мая» в БССР (Минский район) — почве, очень слабо насыщенной основаниями, с большой кислотностью, имеющей следующую химическую характеристику: гидролитическая кислотность ее — 7.85 мил. экв., обменная кислотность — 3.86 мил. экв., емкость поглощения — 12.75 мил. экв., сумма поглощенных оснований — 3 мил. экв., pH в одной суспензии — 4.65. Фон NP создавался внесением сульфата аммония и преципитата по 0.5 г действующего вещества на сосуд. Опыты были поставлены в митчерлиховских сосудах (7 кг почвы при полной влагоемкости). В качестве углекислых солей вносились химически чистые соли: $CaCO_3$, $MgCO_3$, K_2CO_3. В опыте участвовали следующие варианты (табл. 1).

За 100% была принята одинарная гидролитическая

Таблица 1

Схема опыта с ячменем

Варианты	$CaCO_3$	K_2CO_3	$MgCO_3$
	В % от гидролитической кислотности		
	NP (контроль)		
I	100	—	—
	80	10	10
	60	20	20
	40	40	20
	20	60	20
	10	80	10
	—	100	—
II	—	—	100
	10	10	80
	20	20	60
	40	20	40
	60	20	20
	80	10	10
III	200	—	—
	180	10	10
	160	20	20
	140	40	20
	120	60	20
	100	80	20
IV	100	20	80
	120	20	60
	140	20	40
	160	20	20
	180	10	10
V	400	—	—
	360	20	20
	340	40	20
	320	60	20
VI	360	20	20
	340	20	40
	320	20	60
	300	20	80

кислотность; от нее исходили при внесении солей в сторону уменьшения или увеличения процента. Опытными растениями служили ячмень и горчица, хорошо реагирующие на изменение реакции почвенного раствора. Опыт с ячменем был проведен по вышеприведенной схеме, с горчицей же — по сокращенной схеме, в пределах 100% — одинарной дозы извести. Всего поставлено — с четырехкратной повторностью для ячменя и двукратной для горчицы — 150 сосудов.

Дозы K_2CO_3 и $MgCO_3$ вносились из расчета гидролитической кислотности, с соответствующим пересчетом.

Определение накопления питательных веществ в растениях проводилось путем анализа воздушно-сухой массы различных частей ячменя, срезанных в разные фазы развития. Исследовались: N, P_2O_5, Ca, Mg; азот определялся после предварительного сжигания крепкой H_2SO_4 колориметрически, с реактивом Несслера; P_2O_5, Ca, Mg — мокрым озолением, по Лебедянцеву, с последующим определением P_2O_5 колориметрически, по Дениже, в варианте Левицкого; Ca и Mg — объемным методом. В конце опыта были взяты почвенные пробы для определения pH водной суспензии.

Весь полученный материал представлен в диаграммах, таблицах и фотографиях.

3. Экспериментальные данные (опыт с ячменем)

Развитие растений и урожайные данные

В первых числах июня был высажен ячмень проросшими семенами в митчерлиховские сосуды. Всходы ячменя были ровные; затем через декаду выявилось отставание по очень высоким дозам калия и магния (200 и 400%), там, где они были внесены в почву без извести. Угнетение выразилось бледнозеленой окраской растений и слабым ростом.

К концу вегетационного периода растения в этих сосудах почти погибли. Интересно отметить, что растения в сосудах с самой высокой дозой $CaCO_3$, равной 400%, развивались нормально, а также рост и развитие растений при внесении одной какой-либо углекислой соли были хуже, чем при комбинации солей. Более быстрое созревание наступало у растений по вариантам с повышенными дозами калия; в комбинации с Ca и Mg (более высокие дозы) задерживалось созревание зерна ячменя.

Высокие дозы извести, внесенные совместно с дозами Mg и K, обеспечили наилучшее развитие ячменя как по общей массе, так и по количеству колосьев и по выходу зерна.

Взятая нами в опыте почва хорошо реагировала на известкование и в особенности на высокие дозы извести. Урожайные данные подтверждают наблюдения, сделанные нами во время вегетационного периода растений (табл. 2).

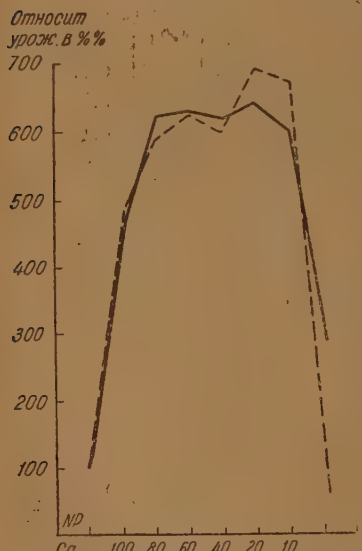
Таблица 2

Урожай ячменя по вариантам схемы

Варианты	Схема опыта	Средний вес урожая			Относительный урожай в %			Отношение зерна к соломе	pH в одной суспензии
		общей массы	зерна	соломы	общей массы	зерна	соломы		
I	NP (контроль)	10.46	4.57	5.89	100	100	100	0.77	4.93
	Ca 100%	50.11	22.13	27.98	478	484	475	0.82	6.52
	Ca 80 K 10 Mg 10 . .	64.87	27.09	37.78	620	593	641	0.71	6.36
	Ca 60 K 20 Mg 20 . .	65.44	28.52	36.92	625	624	626	0.77	6.76
	Ca 40 K 40 Mg 20 . .	64.74	27.47	37.27	618	601	632	0.73	6.26
	Ca 20 K 60 Mg 20 . .	66.93	31.54	35.39	639	690	600	0.89	6.82
	Ca 10 K 80 Mg 10 . .	63.21	30.66	32.55	604	670	552	0.93	7.22
	K 100%	30.87	3.14	27.73	295	687	170	0.11	6.63
II	Mg 100%	24.09	8.57	15.52	230	187	263	0.55	6.00
	Ca 10 K 10 Mg 80 . .	59.23	26.97	32.26	566	590	547	0.83	6.29
	Ca 20 K 20 Mg 60 . .	64.42	31.24	33.18	615	683	563	0.94	6.16
	Ca 40 K 20 Mg 40 . .	68.03	31.19	36.84	650	682	625	0.84	6.33
	Ca 60 K 20 Mg 20 . .	65.44	28.52	36.92	625	624	626	0.77	6.76
III	Ca 200%	56.30	29.26	27.04	538	640	459	1.08	7.15
	Ca 180 K 10 Mg 10 . .	65.35	25.75	39.60	624	563	672	0.65	7.02
	Ca 160 K 20 Mg 20 . .	61.96	26.32	35.64	592	575	605	0.79	7.20
	Ca 140 K 40 Mg 20 . .	72.22	30.17	41.45	690	673	703	0.74	7.18
	Ca 120 K 60 Mg 20 . .	73.83	28.87	44.96	705	631	763	0.64	7.36
	Ca 100 K 80 Mg 20 . .	67.65	26.30	41.35	646	575	702	0.63	7.35
IV	Ca 100 K 20 Mg 80 . .	65.58	22.91	42.67	626	501	724	0.53	6.50
	Ca 120 K 20 Mg 60 . .	66.44	24.65	41.79	635	539	709	0.58	7.15
	Ca 140 K 20 Mg 40 . .	71.13	26.93	44.20	680	589	750	0.60	7.25
	Ca 160 K 20 Mg 20 . .	61.96	26.32	35.60	592	575	604	0.73	7.20
	Ca 180 K 10 Mg 10 . .	65.35	25.75	39.60	624	563	672	0.65	7.02
V	Ca 400%	63.96	31.31	32.65	611	685	554	0.95	7.18
	Ca 360 K 20 Mg 20 . .	66.00	22.07	43.93	631	482	745	0.50	6.99
	Ca 340 K 40 Mg 20 . .	71.76	24.59	47.17	686	535	800	0.52	—
	Ca 320 K 60 Mg 20 . .	68.67	27.55	41.12	656	602	698	0.67	—
VI	Ca 320 K 20 Mg 60 . .	67.35	22.25	45.10	643	486	765	0.49	7.25
	Ca 300 K 20 Mg 80 . .	78.50	26.69	51.81	750	586	879	0.51	6.32

4. Обсуждение полученных результатов урожая ячменя

На фиг. 1 изображен резко выраженный подъем кривой урожая ячменя по сравнению с контролем (NP) вследствие изменения доз Ca, Mg и K, внесенных в пределах одинарной кислотности. Повышение урожая по одной только извести достигает 400% как по общей массе ячменя, так и по зерну; по комбинациям доз Ca, Mg и K прибавка урожая выше еще почти на 150%, чем по одной извести. Прибавка урожая по зерну увеличивалась с повышением доз калия, вплоть до 80% K (в комбинации с Ca и Mg), но при внесении в почву только одного калия (по NP) при 100% калия имеем резкое снижение урожая, в особенности по зерну.



Фиг. 1. Кривые урожая ячменя по различным дозам Ca, Mg и K

На основании кривой урожая по комбинациям доз Ca, Mg и K, внесенным в пределах суммы, равной одинарной гидролитической кислотности, можно сказать о большом эффекте в урожае от совместного внесения в кислую подзолистую почву углекислых солей Ca, Mg и K; по этому варианту максимум урожая ячменя как по общей массе, так и по зерну приходится по комбинациям доз Ca 20% + K 60% + Mg 20% (фиг. 2).

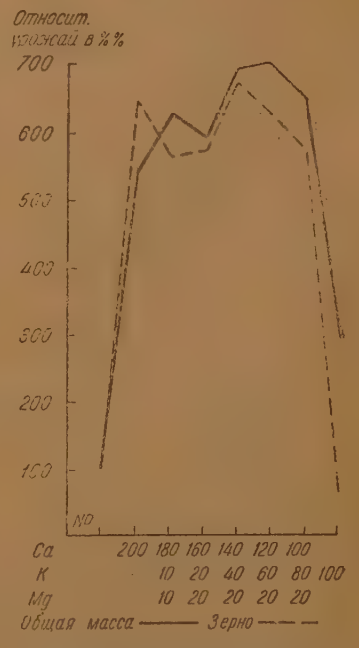
Дальше, рассматривая график урожая (фиг. 3), где доза извести уже вдвое увеличена, так как здесь мы исходили из двукратной гидролитической кислотности, где сумма углекислых солей Ca, Mg и K будет также равна двукратной гидролитической кислотности, мы видим почти аналогичную картину, как и на графике 1, но прибавка урожая уже несколько выше при внесении как одной извести, так и, в особенности, при совместном внесении доз Ca, Mg и K, где максимум прибавки урожая (по отношению к контролю) достигает 600% (по общей массе урожая).

Наибольший подъем кривой урожая получен при увеличении дозы калия до 60% в комбинации с Ca и Mg. При внесении 80% калия в комбинации с Ca и Mg прибавка в урожае получена больше, чем при 10—20% калия. При 100% калия урожай резко снизился; наилучший урожай в этом варианте получился при Ca 140% + K 40% + + Mg 20% как по общей массе, так и по зерну. Урожай ячменя повышался с увеличением дозы Ca (фиг. 4).

Фиг. 2. Урожаи ячменя при различном соотношении доз углекислых солей Ca, Mg и K

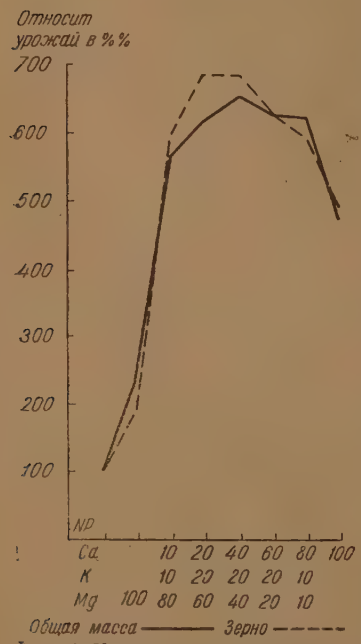
На фиг. 5 изображены кривые урожая ячменя на фоне изменяющихся доз Ca и Mg. При одинаковых дозах K, в сумме не превышающих одинарной гидролитической кислотности почвы, прибавка урожая по комбинациям доз (по сравнению с контролем) почти такая же, как и в приведенных вариантах. С повышением дозы Mg при совместном внесении ее с Ca и K кривая урожая поднимается вверх; при увеличении же дозы Mg до 80% в комбинации с другими катионами урожай уже несколько снижается, но он все же выше, чем по одной извести. Максимум урожая ячменя как по общей массе, так и по зерну в этом варианте опыта был получен при комбинации доз Ca, Mg и K: Ca 40% + K 20% + Mg 40% (фиг. 6).

На фиг. 7 изображена кривая урожая ячменя по одной двукратной дозе извести, внесенной от гидролитической кислотности, и по комбинациям доз Ca, K и Mg, сумма которых также не превышала двукратной дозы гидролитической кислотности. В этом варианте изменялись только дозы Ca и Mg; дозы же K оставались одинаковыми. Прибавка урожая по общей массе



Фиг. 3. Кривые урожая ячменя по различным дозам Ca, Mg и K

Фиг. 4. Урожаи ячменя при различном соотношении доз углекислых солей Ca, Mg и K



Фиг. 5. Кривые урожая ячменя по различным дозам Ca, Mg и K

ячменя была такая же, как и в предыдущем варианте по двукратной гидролитической кислотности, при изменяющихся дозах Ca и K; урожай зерна при высокой в опыте дозе Mg 80% понижался.

При 100% Mg урожай зерна еще больше падал, наивысший урожай по этому варианту был получен при внесении в комбинации доз Ca, Mg и K: Ca 140% + K 20% + Mg 40% (фиг. 8). На следующем графике представлены кривые урожая ячменя по четырехкратной дозе извести, внесенной по гидролитической кислотности, а также по различным комбинациям доз Ca, Mg и K, сумма которых не превышала четырехкратной дозы извести. Здесь мы имеем кривые урожая как по изменяющимся дозам Ca и Mg и при одинаковых дозах K, так и по изменяющимся дозам Ca и K и при неизменных до-

зах Mg. Лучшие результаты урожая были получены не по одной четырехкратной дозе извести, а при внесении ее в комбинации с Mg и K.

Фиг. 6. Урожаи ячменя при различном соотношении доз углекислых солей Ca, Mg и K

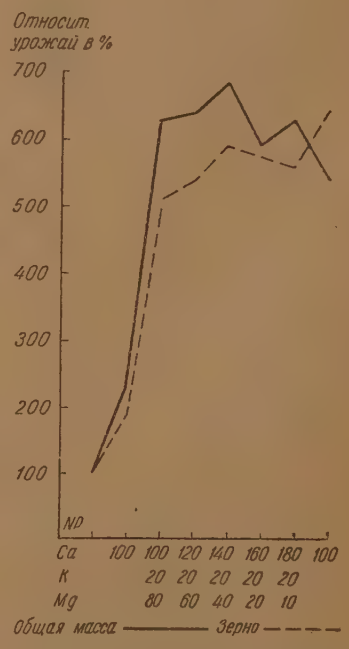
В первом случае (при изменяющихся дозах Ca и Mg) максимум урожая наметился при соотношении доз Ca, K и Mg:

Ca 300% + K 20% + Mg 80%,

а во втором случае при комбинации:
Ca 340% + K 40% + Mg 20% (фиг. 9).

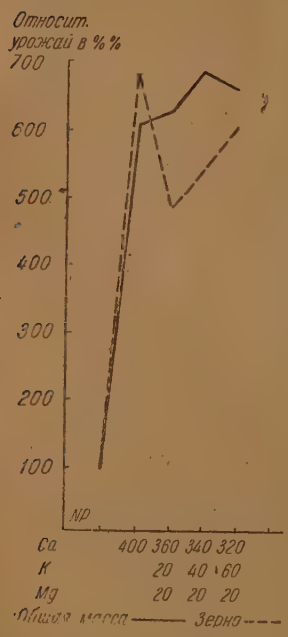
Рассматривая урожайные данные ячменя, полученные при внесении одних доз Ca, данного в пределах от одинарной до четырехкратной (фиг. 10), мы можем сказать, что чем выше доза извести, тем больше была прибавка в урожае; так, мы имели при 400% Ca бо́льшую прибавку урожая, чем при 200 и 100%; при 100% она достигает 378%, при 200% — 438%, а при 400% — 511% (по сравнению с контролем).

При разборе урожайных данных ячменя на одних дозах Mg или K мы имели иную картину. При внесении Mg и K не выше дозы от одинарной гидро-



Фиг. 7. Кривые урожая ячменя по различным дозам Ca, Mg и K

Фиг. 8. Урожаи ячменя при различном соотношении доз углекислых солей Ca, Mg и K



Фиг. 9. Кривые урожая ячменя по различным дозам Ca, Mg и K

литической кислотности мы хотя и имели значительное повышение урожая (по сравнению с контролем), но оно было ниже, чем при той же дозе Ca; при внесении Mg и K (каждого в отдельности) в дозах выше одинарной гидролитической кислотности урожай ячменя не был получен ввиду ранней гибели растений. Эти случаи лишний раз подтверждают нам высказанное ранее акад. К. К. Гедройцем положение о той огромной роли, которую играет в развитии растений кальций: «Кальций,— пишет он,— занимает совершенно особое место на земном шаре по своему влиянию на растительность...». «Ca— это единственный металл, при полном насыщении которым емкости обмена в почве получаются благоприятные условия для развития растений». Своими опытами акад. Гедройц (1932) блестяще это доказал. Однако в нашем опыте ясно наблюдалось, что при внесении наивысшей (в опыте) дозы Ca совместно с различными дозами Mg и K создавались лучшие условия для урожая; это

имеет весьма важное значение для почв ненасыщенных, кислых, подзолистых. Наш опыт указал на возможность установления для таких почв благоприятных для лучших урожаев соотношений между Ca, Mg и K. Здесь еще раз важно будет указать на выводы, сделанные акад. Гедройцем на основании его работ, где он, придавая большое значение поглощению Ca почвой, считает, что почва, на-

Рис. 10. Урожаи ячменя при различном соотношении доз углекислых солей Ca, Mg и K

сыщенная одним лишь Ca, далеко не дает еще максимального урожая. Урожаи могут быть значительно повышены при введении в почвенный поглощающий комплекс ряда других катионов, в том числе и Mg. Взятая нами в опыте почва, вследствие своей большой кислотности, ненасыщенности основаниями, создавала возможность для почти полного вхождения в почвенный поглощающий комплекс внесенных оснований (с последующей нейтрализацией кислотности), что подтверждает данные акад. О. К. Кедрова-Зихмана (1935), проводившего еще раньше на этой почве опыты.

Таким образом мы, вводя в почву углекислые соли Ca, K и Mg в различных соотношениях, изменяем состав катионов почвенного поглощающего комплекса, изменяем реакцию почвы, создаем необходимые условия для роста и развития растений и этим обеспечиваем высокий урожай ячменя (при оптимальных соотношениях доз Ca, K и Mg). При рассмотрении данных об отношении зерна к соломе (см. таблицу урожая) нужно отметить, что с увеличением

дозы Ca процент выхода зерна понижается, что находит подтверждение и в раньше проведенных нами опытах с ячменем.

Наибольший процент выхода зерна был получен в пределах одинарной дозы кальция, в сочетании ее с дозами K и Mg.

Что касается реакции почвы в конце вегетационного опыта, при совместном внесении в почву различных доз Ca, Mg и K, а также и отдельно по Ca, K и Mg, то под влиянием роста и развития растений она изменилась (по сравнению с первоначальной реакцией) в сторону подщелочения; наибольшее подщелочение было при pH=7.5, а в среднем изменение реакции колебалось от pH=6.2 до pH=7.2 (в водной суспензии). Оптимальной оказалась реакция почвы pH=7.2 (табл. 2).

5. Характер накопления питательных веществ у ячменя при совместном внесении различных доз Ca, K и Mg в связи с фазами развития

По вопросу о характере накопления питательных веществ растениями в различных частях их по фазам развития, в зависимости от соотношения питательных элементов Ca, K и Mg, для выявления, в какой мере химический состав растения отражает условия среды, мы укажем вкратце на литературные данные о накоплении питательных элементов по фазам развития.

Вопросы питания в связи с возрастом растений представляют большой интерес, особенно вследствие того, что отношение растений к удобрению, в частности к известкованию, в различные фазы развития может явиться обоснованием сроков внесения удобрения. Определение содержания питательных элементов в различных частях растений (листьях, стеблях и колосьях) говорит об энергии передвижения их внутри растения и о процессах связывания их в различные соединения в тех или иных тканях и органах растений.

Производя анализ растения, исследуя его, как говорит проф. Левицкий, мы можем получить данные о порядке и глубине отдельных минимумов, о времени появления нуждаемости в удобрении. Некоторые авторы считают, что накопление питательных веществ растением является итоговым выражением ряда процессов определенной фазы развития; в частности, здесь важна зависимость между переработкой растением поступивших минеральных веществ в органические соединения и частичным откладыванием их в минеральной форме. На интенсивности этих процессов сказываются и другие условия развития растений, зависящие, в частности, от фаз развития растений, как: условия фотосинтеза, дыхания, интенсивности ферментативных процессов и др. Изменение питания растений с возрастом является еще неполно изученным, хотя уже имеется достаточно большое количество работ в этой области. Проф. М. А. Егоров и ряд других авторов установили, что растения в первые фазы раз-

вития богаче питательными веществами, чем в последующие. Так, Либшер (1887) считает, что у некоторых растений поглощение главной массы зольных веществ приурочено к ранним фазам, до цветения — у ячменя, а у других растений оно равномерно растянуто на весь вегетационный период (овес).

Тулайкова (1935), на основании своих опытов, приходит к заключению, что максимум поглощения растениями Ca приходится на период созревания. Пфейффер и Риппель (1921), на основании опытов с ячменем, пришли к выводу, что накопление питательных веществ растениями идет быстрее, чем образование растительной массы. Эти выводы они делают в отношении поступления главным образом калия. Поглощение же Ca и Mg идет почти параллельно с образованием сухой массы. Лундегорд (1930) считает, что поглощение растениями калия происходит преимущественно в более ранние фазы развития; по мере же дальнейшего роста имеет место только распределение его внутри растения.

В литературе имеются данные о влиянии известкования на накопление питательных веществ растением. Так, проф. А. И. Смирнов считает, что известкование повышает накопление в растениях Ca и Mg. Проф. Д. А. Сабинин (1927) в своих работах также отмечает, что при известковании происходит повышение концентрации кальция в растениях и снижение процента калия. Авдонин (1932) отмечает, что с момента выхода растений в трубку накопление кальция падает независимо от дозы извести. Опыты, проведенные нами (Аболина, 1935) еще в лаборатории извести ВИУАА, показывают нам, что поглощение питательных веществ растениями (ячмень) сильно изменяется в зависимости от фазы развития. Наибольшее поглощение Ca, K и Mg отмечено на более ранних фазах развития растений — во время кущения, а также колошения. К началу созревания отмечается значительная убыль в содержании Ca, K и Mg в растениях; в выводах этого опыта говорится о значительном повышении процентного содержания питательных веществ в растениях при совместном внесении в почву извести и калия.

В нашем опыте внесение в почву углекислых солей Ca, Mg и K в различных соотношениях друг с другом, в пределах ее насыщения, должно соответствующим образом сказаться и на характере поступления питательных веществ в растения и накопления в различных частях его и в разные фазы развития.

6. Обсуждение результатов по накоплению питательных элементов в ячмене

В табл. 3 представлено содержание азота в различных частях растений (в листьях, стеблях и колосьях) в зависимости от соотноше-

ния Ca, Mg и K в почве и фазы развития. В опыте были взяты три фазы развития ячменя: кущение, колошение и созревание.

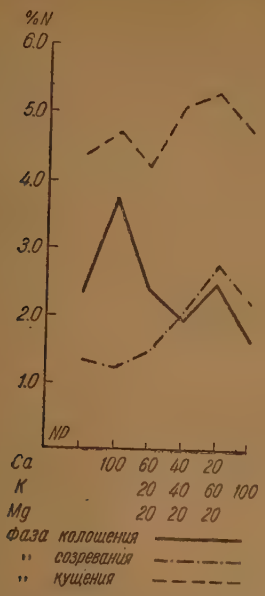
Азот определялся сжиганием крепкой H_2SO_4 и последующим определением по Несслеру.

Таблица 3

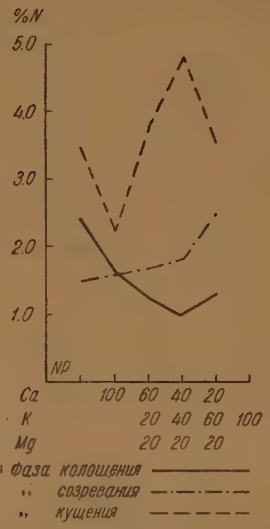
Процентное содержание азота в различных частях растения по фазам развития на фоне комбинаций доз Ca, K и Mg

Схема опыта			Средний % азота в различных частях растений по фазам развития								
Ca	K	Mg	Листья			Стебли			Колосья		
В % от гидролитической кислотности			фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания
NP (контроль)	—	—	4.35	2.32	1.29	3.51	2.37	1.43	—	2.60	1.19
100	—	—	4.72	3.68	1.19	2.20	1.56	1.54	—	1.64	1.84
60	20	20	4.23	2.42	1.47	3.80	1.26	1.64	—	2.23	1.76
40	40	20	5.13	1.98	2.04	4.78	1.01	1.82	—	1.55	1.59
20	60	20	5.28	2.54	2.67	3.51	1.32	2.76	—	1.49	2.10
—	100	—	4.75	1.71	2.25	—	—	—	—	1.37	1.05
—	—	100	4.80	2.25	0.91	—	1.28	0.61	—	1.18	2.17
20	20	60	5.73	2.27	2.02	3.57	1.43	0.33	—	1.67	1.15
40	20	40	—	1.53	0.61	—	1.20	0.47	—	1.45	1.80
200	—	—	—	1.88	1.38	—	1.00	0.91	—	1.49	—

В табл. 3 приведено процентное содержание азота в различных частях растения по фазам развития: кущения, колошения и созревания — по комбинациям доз Ca, K и Mg, внесенных в пределах одинарной гидролитической кислотности почвы. На фиг. 11, 12 и 13 изображены кривые процентного содержания азота в листьях, стеблях и колосьях растения, по комбинациям изменяющихся доз Ca и K и постоянной дозе Mg; на графиках же 14, 15 и 16 нанесены кривые содержания азота по изменяющимся дозам Ca и Mg и постоянной дозе K. Рассматривая результаты, представленные в табл. 3, и кривые, можно сказать, что наибольший процент накопления азота в листьях (фиг. 11) падает на раннюю фазу развития — фазу кущения, с максимумом при комбинации доз: Ca 20% + K 60% + + Mg 20%, а наименьший процент азота в листьях оказывался в фазе созревания. Очевидно, к этому времени происходит отток азота в стебель и колосья, между тем как в фазе кущения в момент образования вегетативной массы растению нужны большие количества азота. Наши данные находят подтверждение в работе Душечкина (1910), который также отмечает отток азота к концу созревания.



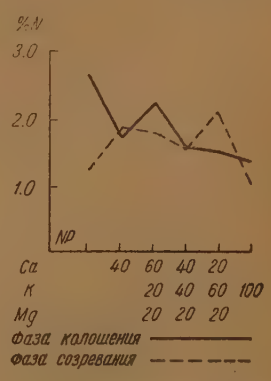
Фиг. 11. Процентное содержание азота в листьях ячменя в разные фазы развития



Фиг. 12. Процентное содержание азота в стеблях ячменя в разные фазы развития

Наблюдается значительное повышение процента азота в листьях в фазе колошения по дозе Ca 100% (от гидролитической кислотности).

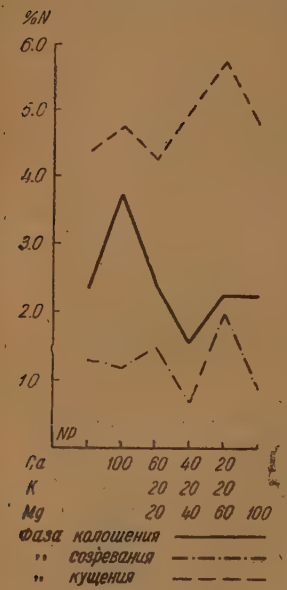
Переходя к накоплению азота в стеблях в разные фазы развития по комбинациям доз Ca, K и Mg (фиг. 12), необходимо отметить высокий процент азота в стеблях в фазе кущения, и особенно по комбинациям Ca и Mg при повышенной дозе K, при K = 40%. Наблюдается, что с увеличением доз K повышается процент азота в стебле в фазе созревания и падает в фазе колошения. В общем нужно отметить, что процент азота в стеблях был несколько выше в фазе созревания, чем в фазе колошения, но наивысший был в фазе кущения; здесь опять подтверждается положение, что в момент образования вегетативной массы растению прежде всего необходим азот, и в больших количествах.



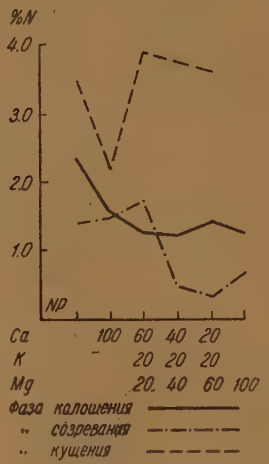
Фиг. 13. Процентное содержание азота в колосьях ячменя в разные фазы развития

Процентное содержание азота в колосьях было немного выше в фазе колошения, чем созревания, но кривые очень близки друг к другу (фиг. 13).

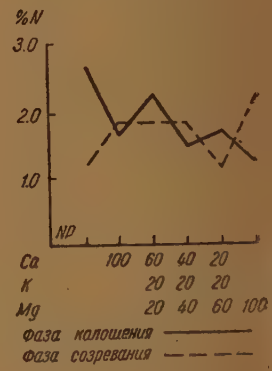
Накопление азота в листьях по фазам при изменяющихся дозах Ca и Mg и постоянной дозе K носит такой же характер, как и в только что описанных вариантах схемы. Наивысший процент азота обнаруживается в листьях в фазе кущения, с максимумом при высокой дозе Mg (60%), а наименьший — в фазе созревания (фиг. 14). В этом варианте имело место также наивысшее накопление



Фиг. 14. Процентное содержание азота в листьях ячменя в разные фазы развития



Фиг. 15. Процентное содержание азота в стеблях ячменя в разные фазы развития



Фиг. 16. Процентное содержание азота в колосьях ячменя в разные фазы развития

азота в стеблях в фазе кущения и наиболее низкое — в фазе созревания. Содержание азота в колосьях ячменя почти одинаково как в фазе колошения, так и в фазе созревания. Можно предполагать, что приток азота в момент образования колоса и созревания зерна происходит у ячменя с одинаковой силой (фиг. 15 и 16).

Табл. 4 показывает нам характер изменения процента P_2O_5 в различных частях растения по комбинациям доз Ca, K и Mg в разные фазы развития. На фиг. 17 изображены кривые содержания P_2O_5 в листьях в фазу кущения, колошения и созревания. Кривые показывают, что наименьшее накопление P_2O_5 в листьях было в фазе кущения и наибольшее — в фазе колошения. Очевидно, более слабые растения в начале своего развития обладают слабой способностью усвоения фосфора из почвенного раствора, да и питательный элемент — фосфор — в раннюю фазу развития не является необходимым в таких количествах, как в более поздней фазе, и, согласно данным других авторов, в первый период роста растениями используется больше азот, чем фосфор.

Таблица 4

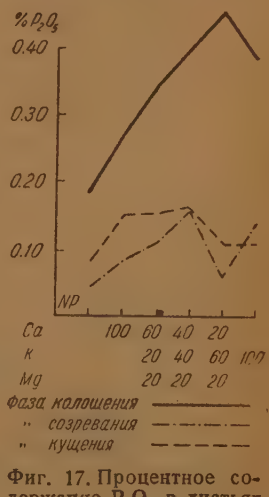
Процентное содержание P_2O_5 в различных частях растения в разные фазы развития на фоне комбинаций различных доз Ca, K и Mg

Схема опыта			% P_2O_5 в различных частях растений по фазам развития								
Ca	K	Mg	Листья			Стебли			Колосья		
В % от гидролитической кислотности			фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания
NP (контроль)	—	—	0.08	0.18	0.042	0.28	0.25	0.21	—	0.39	0.41
100	—	—	0.15	0.27	0.08	0.35	0.29	0.06	—	0.30	0.39
60	20	20	0.15	0.34	0.11	0.21	0.23	0.09	—	0.29	0.38
40	40	20	0.16	—	0.16	0.18	0.34	0.22	—	0.41	0.19
20	60	20	0.11	0.45	0.06	0.55	0.31	0.05	—	0.38	0.12
—	100	—	0.11	0.38	0.14	0.62	—	—	—	0.39	0.13
—	—	100	0.40	0.40	0.16	0.42	—	0.13	—	0.36	0.08
20	20	60	—	0.26	—	—	0.26	—	—	0.19	—
40	20	40	0.30	0.44	—	0.60	0.36	—	—	0.17	—
200	—	—	0.16	0.18	—	0.34	0.19	—	—	0.25	—

В фазе созревания процент P_2O_5 в листьях сильно падает; содержание его почти то же, что и в фазе кущения. Возможно, что фосфор за это время передвигается в стебли и дальше к репродуктивным органам — к колосу. Подытоживая данные накопления P_2O_5 в листьях в зависимости от комбинации доз Ca, K и Mg, видим, что наивысший подъем кривой получен при комбинации доз Ca 20% + K 60% + Mg 20%; этот подъем кривой соответствует высшему урожаю по этому варианту схемы.

Фиг. 18 дает нам изменение процента P_2O_5 в стеблях ячменя по рассмотренным комбинациям Ca, K и Mg. Содержание P_2O_5 в стеблях сильно повышается по высоким дозам калия в комбинации с Ca и Mg в фазе кущения. В опыте наблюдалось снижение процента фосфора в стеблях в фазе созревания.

Переходя к рассмотрению кривых содержания P_2O_5 в колосьях на фиг. 19, мы опять отметим большее содержание P_2O_5 в фазе колошения, чем при созревании. Вышеприве-



Фиг. 17. Процентное содержание P_2O_5 в листьях ячменя в разные фазы развития

денные данные по содержанию фосфора в различных частях растения (в листьях, стеблях и колосьях) говорят нам о наибольшей энергии накопления фосфора ячменем в ранние фазы кущения и колошения — в важный, подготовительный к колошению момент, определяющий дальнейшее развитие всего растения — ячменя.

Таблица 5

Процентное содержание кальция в различных частях растения по фазам развития на фоне комбинаций доз Ca, K и Mg

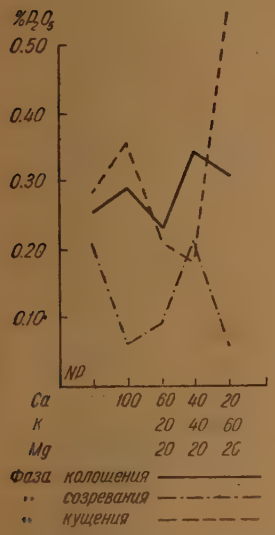
Схема опыта			Средний процент Ca в различных частях растения по фазам развития								
Ca	K	Mg	Листья			Стебли			Колосья		
В % от гидролитической кислотности			фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания
NP (контроль)	—	—	0.62	1.15	1.70	1.22	0.67	0.93	—	0.75	0.38
100	—	—	1.96	1.47	1.84	1.76	0.63	1.76	—	0.61	0.17
60	20	20	1.00	0.99	2.46	1.16	0.50	—	—	0.57	0.48
40	40	20	1.13	0.82	1.66	1.12	0.53	0.31	—	0.48	0.12
20	60	20	0.81	0.78	0.55	1.03	0.39	0.29	—	0.42	0.29
—	100	—	0.61	0.96	0.32	1.34	—	0.31	—	0.44	—
—	—	100	1.08	0.92	0.61	3.78	—	0.16	—	0.78	0.08
20	20	60	0.64	0.78	—	0.61	0.73	—	—	0.34	—
40	20	40	1.15	0.35	—	1.78	0.50	—	—	0.38	—
200	—	—	2.11	1.20	—	4.92	0.38	—	—	0.48	—

В табл. 5 сопоставлены величины содержания Ca в растениях в разные фазы развития. Она дает картину отношения растений к составу катионов почвенного раствора, к концентрации Ca в его составе. На фиг. 20 нанесены кривые процентного содержания Ca в листьях ячменя по вариантам, рассмотренным нами с фосфором. Наивысший процент Ca в листьях был получен в фазе созревания, в фазе кущения и колошения накопление Ca происходило почти одинаково.

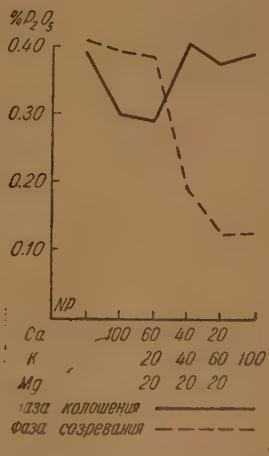
В фазе же созревания, где мы уже раньше наблюдали картину падения процентного содержания азота и фосфора, видим значительное увеличение процента Ca (до 2.5%). Это повышение соответствует комбинации: Ca 60% + K 20% + Mg 20%. Накопление Ca в стеблях носит другой характер (фиг. 21). Процент Ca в стеблях выше в фазе кущения и сильно понижается в фазе колошения; в фазе же созревания процент Ca по дозам извести (Ca 100 и 60%) близок к про-

центу в фазе кущения. Содержание Ca в колосьях ячменя сильно изменяется в зависимости от фазы развития.

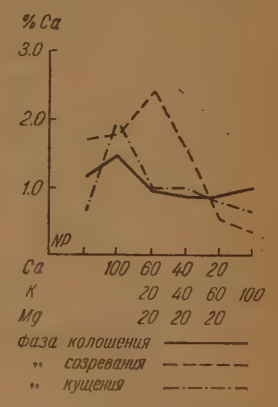
На фиг. 22 кривая процентного содержания Ca в колосьях в фазе колошения показывает наибольший подъем при внесении Ca 100% в почву; с уменьшением же дозы Ca и увеличением K процент Ca в колосьях падает. В фазе созревания отмечается снижение процента Ca. Относительно характера накопления Ca в различных частях растения можно будет сказать, что больше всего накопляется его в листьях (до 2.5%), меньше — в стеблях (до 1.7%) и меньше всего — в колосьях (до 0.75%).



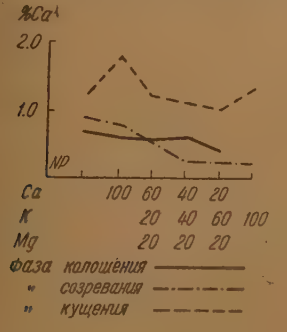
Фиг. 18. Процентное содержание P_2O_5 в стеблях ячменя в разные фазы развития



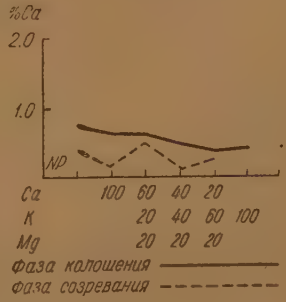
Фиг. 19. Процентное содержание P_2O_5 в колосьях ячменя в разные фазы развития



Фиг. 20. Процентное содержание Ca в листьях ячменя в разные фазы развития



Фиг. 21. Процентное содержание Ca в стеблях ячменя в разные фазы развития



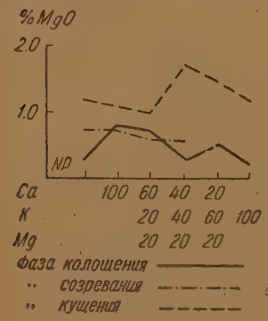
Фиг. 22. Процентное содержание Ca в колосьях ячменя в разные фазы развития

Таблица 6

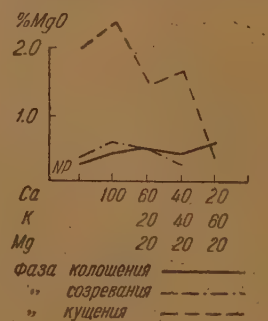
Процентное содержание MgO в различных частях растения по фазам развития на фоне комбинаций доз Ca, K и Mg

Схема опыта			Средний процент содержания MgO в различных частях растения по фазам развития								
Ca	K	Mg	Листья			Стебли			Колосья		
В % от гидролитической кислотности			фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания	фаза кущения	фаза колошения	фаза созревания
NP (контроль)	—	—	1.20	0.29	0.74	2.00	0.21	0.29	—	—	0.32
100	—	—	1.10	0.78	0.75	2.36	0.39	0.54	—	—	0.26
60	20	20	1.05	0.66	0.61	1.43	0.47	0.45	—	0.40	0.36
40	40	20	1.71	0.31	0.55	1.66	0.43	0.26	—	0.30	0.17
20	60	20	1.46	0.47	—	0.26	0.54	—	—	0.43	—
—	100	—	1.16	0.27	—	—	—	—	—	0.18	—
—	—	100	4.23	1.72	0.73	—	—	0.53	—	0.93	0.37
20	20	60	0.75	1.33	—	0.85	1.02	—	—	0.49	—
40	20	40	2.51	0.22	—	2.20	0.36	—	—	0.49	—
200	—	—	2.20	0.85	—	4.35	0.58	—	—	0.63	—

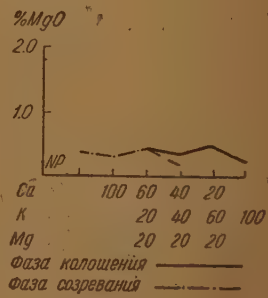
Табл. 6 дает нам картину накопления MgO в растениях. На фиг. 23 нанесены кривые процентного содержания MgO в листьях ячменя по фазам кущения, по комбинациям доз: Ca 40% + K 40% + + Mg 20%. Содержание же MgO в фазах колошения и созревания одинаково. В стеблях (фиг. 24) наибольший процент MgO был в фазе кущения, значительно ниже — в фазах колошения и созревания, и накопление магния в колосьях несколько выше в фазе колошения, чем созревания (фиг. 25). Относительно Mg можно сказать, что его



Фиг. 23. Процентное содержание MgO в листьях ячменя в разные фазы развития



Фиг. 24. Процентное содержание MgO в стеблях ячменя в разные фазы развития



Фиг. 25. Процентное содержание MgO в колосьях ячменя в разные фазы развития

больше всего накопляют растения в самую раннюю фазу развития — фазу кущения — и в стеблях в довольно высоком проценте (до 2.5%).

Приведенные данные анализа ячменя указывают нам на определенный характер накопления питательных веществ растением. Как азот, так и фосфор и Ca с Mg в большей своей массе накапливаются в ранние фазы — кущения или колошения. Процент Ca в растениях тесно связан с дозой Ca в опыте: чем больше доза извести, тем больше процент Ca в растениях. По азоту и фосфору отмечается увеличение процента их по повышенным дозам K в почве, которым также соответствует и повышение урожая ячменя, благодаря чему, сопоставляя накопление питательных веществ в растениях и величину урожаев, можно найти связь между ними, их взаимозависимость и, исходя из такой связи, сделать обобщающие выводы.

Рассматривая полученные урожайные данные ячменя, а также изменения в накоплении питательных элементов в различных частях растения по фазам развития в зависимости от состава и концентрации почвенного раствора, насыщения емкости обмена почвы; изучая взаимосвязь между накоплением питательных элементов в растениях в соответствии с внесенным удобрением, а также изменение величины урожая ячменя при различном внесении в почву углекислых солей Ca, K и Mg; проверяя действие высоких доз Ca, Mg и K на качестве урожая зерна, мы можем сделать следующие выводы.

Выводы

1. Совместное внесение углекислых солей Ca, K и Mg в кислую, сильно подзолистую почву в различных комбинациях, в сумме не превышающей четырехкратной дозы извести по гидролитической кислотности почвы (для K и Mg доза не выше одинарной гидролитической кислотности), изменило реакцию почвы в благоприятную сторону для ячменя и дало огромный урожайный эффект не только по общей массе урожая ячменя, но и по зерну.

2. Накопление питательных элементов в различных частях растения ячменя (в листьях, стеблях, колосьях) находится в тесной зависимости от величины урожая и от внесенных доз Ca, K и Mg. По фазам развития в основном наметилось наибольшее накопление элементов: азота, Ca, MgO в более ранней фазе развития — в фазе кущения и P_2O_5 — в фазе колошения. В зависимости от комбинаций доз Ca, K и Mg изменялось накопление питательных элементов в растениях. Процент Ca тем выше, чем больше доза Ca в опыте. По азоту и фосфору отмечается повышение их процентного содержания по повышенным дозам K в комбинации с Ca и Mg. Высоким

урожаям ячменя соответствует более высокий процент фосфора и азота.

3. Наилучший урожай ячменя был получен при четырехкратной дозе извести в комбинации с повышенными дозами K и Mg (40—80%). По общей массе ячменя при комбинации: Ca 300%+K 20%+Mg 80%, и по зерну: Ca 20%+K 60%+Mg 20%.

4. Наилучшее отношение зерна к соломе было получено по однократной дозе извести в комбинациях с дозами K и Mg.

5. Реакция почвы под влиянием внесения различных доз Ca, Mg и K изменилась в сторону наиболее благоприятной реакции среды, которой оказалась реакция, равная pH = 7.2.

6. Подтверждается высказанное акад. К. К. Гедройцем положение о том, что при полном насыщении почвы другими катионами, кроме Ca (стронция), растения погибают. Это явление наблюдалось при внесении в почву Mg и K от 200 до 400% (от гидролитической кислотности).

Опыт с горчицей

Горчица была избрана, как растение, остро реагирующее на известкование почвы. Посев горчицы был проведен проращенными семенами в митчерлиховские сосуды (7 кг почвы) в середине июня на такой же почве, как и с ячменем. Появление всходов — 16 июня. В опыте была взята та же схема, что и с ячменем, но только с меньшим количеством вариантов. Дозы извести K и Mg в сумме не превышали дозы одинарной гидролитической кислотности. Повторность — двукратная. По окончании опыта был учтен как общий урожай, так и урожай зерна.

1. Рост и развитие горчицы

Очень слабо взошли растения по 0-му фону (без удобрения), также по K 100% и Mg 100%; по 100% Ca и других высоких дозах Ca, внесенных как отдельно, так и в комбинации с K и Mg, всходы горчицы появились дружно, ровно. В дальнейшем в течение всего вегетационного периода растения по высоким комбинациям доз извести хорошо развивались; у них была пышная масса листьев темнозеленого цвета, в то время как растения в сосудах с 100% K и в сосудах с 100% Mg быстро засохли, достигнув лишь карликового роста. Листья при 100% Mg были покрыты беловатыми пятнами. Худшее развитие горчицы наблюдалось как при 80% K, так и Mg, внесенных в комбинации трех углекислых солей: Ca, K и Mg. При повышенных дозах Ca (как одного, так и в комбинации с K и Mg) было обильное развитие стручков и быстрое созревание их. В последних числах августа урожай горчицы был убран.

Таблица 7

Урожай горчицы по комбинациям различных доз K, Ca и Mg

Вариант	Средний вес урожая горчицы (в г)						pH почвы (водной суспензии)
	Ca	K	Mg	общей массы	семян	соломы	
	В % от гидролитической кислотности						
I	100	—	—	33.10	7.28	25.82	6.60
	80	10	10	33.16	7.72	25.44	6.59
	60	20	20	35.25	9.04	26.21	6.52
	40	40	20	35.08	9.65	25.43	6.43
	20	60	20	25.98	4.35	21.63	6.49
	10	80	10	4.97	—	—	6.52
II	10	10	80	15.37	4.90	10.47	6.21
	20	20	60	28.50	7.53	20.97	6.20
	40	20	40	37.42	7.05	30.37	6.36
	60	20	20	35.08	9.04	26.21	6.52
	80	10	10	33.16	7.72	25.44	6.59

2. Урожайные данные горчицы

Таблица урожая горчицы показывает нам наибольшее повышение урожая (общей массы) при комбинации доз: Ca 40%+K 20%+Mg 40% и семян: Ca 40%+K 40%+Mg 20%.

В первом случае отношение между Ca и Mg равно единице, и во втором случае отношение Ca и K равно единице. Калий, как было отмечено в наших прежних работах, повышает процент выхода семян, в особенности, если доза его благоприятствует общему развитию растений. Повышение же дозы K до 60% (в комбинации с Ca и Mg) сильно снижает процент выхода семян, почти наполовину; при K 80% имеем низкий общий урожай горчицы, отсутствие семян и при 100% K (без Ca и Mg) — полную гибель.

Аналогичную картину мы имеем при высоких дозах Mg; только здесь вредное действие высоких доз Mg несколько снижалось (как бы передвигалось); оно наступало при Mg 80%, где мы наблюдаем снижение как общего урожая, так и семян на 50%. При 100% Mg (без Ca и K) наступила полная гибель растений, как и по K 100%. Только по Ca и при 80% Ca (комбинация с K и Mg) и при 100% Ca, без K и Mg, нормально развивалась горчица, дала неплохой урожай как общей массы, так и семян (фиг. 26, 27 и 28).

На основании 2 проведенных опытов с двумя культурами — ячменем и горчицею, можно сделать следующее заключение:

Фиг. 26. Урожаи горчицы при внесении углекислых солей Ca, Mg и K

1. На кислой подзолистой почве, очень бедной основаниями, можно получить высокие урожаи с.-х. культур при совместном внесении в почву углекислых солей Ca, Mg и K. Пределы внесения этих солей будут разные. Внесение кальция возможно в пределах — для ячменя — четырехкратной дозы от гидролитической кислотности, для K и Mg эти пределы иные—60—80%. Для горчицы возможно внесение извести не больше одинарной гидролитической кислотности, а K и Mg — 40 — 60%.

Фиг. 27. Урожаи горчицы при различном соотношении доз углекислых солей Ca, Mg и K

Фиг. 28. Урожаи горчицы при различном соотношении доз углекислых солей Ca, Mg и K

2. Внесение в кислую почву в отдельности высоких доз K и Mg вызывает гибель растений.

3. Совместным внесением углекислых солей Ca, K и Mg возможно исправить состав катионов почвенного раствора и почвенного поглощающего комплекса, благодаря чему получается огромный эффект в урожае.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Авдонин Н. С., Поступление питательных элементов в растение, журн. «Химизация соц. земледелия», № 9—10, 1932.

[2] Аболина Г. И., Эффективность калийных и известковых удобрений при совместном внесении их в подзолистые почвы, Труды ВИУАА, вып. 9, 1935, «Известь», кн. 2.

[3] Аболина Г. И., Влияние совместного внесения в подзолистую почву различных доз извести и калия на развитие ячменя, журн. «Химизация соц. земледелия», № 8, 1935.

[4] Гедройц К. К., акад., Почвенные обменные катионы и растения, журн. «Удобрение и урожай», № 6, 1930.

[5] Гедройц К. К., акад., Почвенный поглощающий комплекс, растение, удобрение и мелиорация, журн. «Химизация соц. земледелия», № 1, 1932.

[6] Душечкин А., проф., Ход поступления питательных веществ в свеклу в связи с ходом ее роста, Вестник сахарной промышленности, 11, 1910.

[7] Кедров-Зихман О. К., акад., и Кедрова-Зихман О. Э., Влияние состава поглощенных катионов на развитие ячменя и клевера, журн. «Химизация соц. земледелия», № 12, 1934.

[8] Кедров-Зихман О. К., акад., Труды Моск. с.-х. академии им. Тимирязева, т. I, вып. 1, 1935.

[9] Левицкий А. Ю. и Лесюкова А. А., Анализ растений как метод определения потребности растений в удобрениях, как метод сопутствующих наблюдений и метод производственного контроля, журн. «Химизация соц. земледелия», № 2, 1935.
[10] Лундегорд, Исследования поглощения питательных веществ злаками, перев. со шведского (рукопись), библ. ВИУАА, 1935.
[11] Либшер, Journ. Landwirtschaft., стр. 35, 335, 1887.
[12] Сабинин Д. А. и Колотева, Характер поступления зольных веществ в растения, Пермь, 1927.
[13] Пфайффер, Риппель, Journ. Landwirtschaft., стр. 69, 137, 1921.
[14] Тулайкова К. П., К физиологическому изучению поступления CaO и MgO в растения, журн. «Химизация соц. земледелия», № 3, 1935.

G. J. ABOLINA. DIE ABHÄNGIGKEIT DER PFLANZENERNTEN VON VERSCHIEDENEN MENGEN VON KOHLENSAUEREN SALZEN Ca, K UND Mg

ZUSAMMENFASSUNG

Auf Grund der durchgeführten Versuche mit zwei Kulturen Gerste und Senf kann man folgende Schlussfolgerungen formulieren:

1. Auf einem saueren Verwitterungsboden mit dürftigen Basen erlangt man hohe Ernten der landwirtschaftlichen Kulturen bei der gleichzeitigen Eintragung in den Boden der kohlensaueren Salze Ca, K und Mg für die Gerste, Ca in der vierfachen Dose bezogen auf die hydrolythische Sauerhaltigkeit und für K und Mg—60—80% bezogen auf die einfache Sauerhaltigkeit, und für den Senf die Kalksdosen nicht mehr, als eine ordinäre hydrolythische Sauerhaltigkeit bei K und Mg 40—60% bezogen auf die ordinäre hydrolythische Sauerhaltigkeit.

2. Die Eintragung in den saueren Boden der hohen Dosen K und Mg, im einzelnen, ruft das Verderben der Pflanzen hervor, während die Eintragung der hohen Dosen Ca eine gute Entwicklung der Pflanzen befördert.

3. Durch die Eintragung der kohlensaueren Salze Ca, K und Mg in verschiedener Proportion kann man durch die Verbesserung der absorbierten Kationen eine Verbesserung der Grundeigenschaften der natürlichen Böden, der saueren und der Verwitterungsböden erreichen.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

П. Ю. БЕРЛИН

ВИТАМИН С В КУМЫСЕ И В КОБЫЛЬЕМ МОЛОКЕ[1]

Автор вскрыл в кумысе и кобыльем молоке большое точное количество витамина С, выяснил для сравнения недостаточность витамина С в кефире и в коровьем кумысе. Следует учесть, с одной стороны, большое значение для человеческого организма витамина С, в частности при туберкулезе, а с другой стороны, что витамин С в кумысе и кобыльем молоке соединен синтетически с рядом других высококачественных ингредиентов, содержащихся в кумысе и кобыльем молоке. Таким образом значение кумыса сильно повышается.

Одновременно автор поднимает весьма интересный вопрос — о расширении применения кумыса и введения его во всех местах (не только на кумысолечебных курортах) и в течение круглого года — и выдвигает биологическую народно-оздоровительную проблему: использовать широко лошадь как молочное животное, для чего он предлагает создать новую отрасль народного хозяйства — кобылье молочное хозяйство.

В 1918 г. Академия Наук СССР заинтересовалась вопросом кумыса. «Комиссия по изучению естественных производительных сил России» при Академии Наук включила тогда этот вопрос на 1919 г. в свой план. Но наступившая гражданская война лишила возможности заняться этим вопросом, а затем, по окончании войны, он не был возобновлен и как-то заглох в Академии Наук. Вопрос ставился в плоскости изучения только существующего кумысолечения. Мы считаем нужным расширить этот вопрос.

Кумыс имеет большое значение для человеческого организма, независимо от климатических и прочих условий. Ингредиенты его, как увидим дальше, являются в высшей степени ценными. Поэтому необходимо не ограничиваться его употреблением в небольшом количестве определенных кумысолечебных мест, функционирующих притом только в летние месяцы, а сделать его доступным в любом месте и в любое время года, используя его как для лечебных, так и для профилактических целей для разных возрастов.

Можно будет в дальнейшем готовить из высокоценного кобыльего молока и другие молочные продукты. Я выдвигаю биологиче-

[1] Доложено на мартовской сессии Академии Наук СССР 21 марта 1935 г.

скую народно-оздоровительную проблему: использовать широко лошадь как молочное животное. Для этого я предлагаю создать новую отрасль народного хозяйства — кобылье молочное хозяйство.

Одомашнение лошади, которая раньше находилась в диком состоянии, началось, как известно, со времени бронзового века. За все это протекшее время лошадь, как транспортное животное, принесла неоценимые услуги человечеству и человеческой культуре. В ближайшее время лошадь будет нам еще очень нужна, главным образом в деле обороны страны и в сельском хозяйстве. В связи с этим коневодство должно будет и у нас еще больше развиваться; нужно будет при диапазоне этого развития также учесть и использование части лошадей для молочного хозяйства.

Между прочим, есть некоторое основание предполагать, что молоко ослицы и некоторых других животных тоже обладает качествами, ставящими его выше коровьего молока. Но это требует еще, конечно, изучения.

В настоящей работе мною изучено одно из важнейших качеств кумыса и кобыльего молока — содержание в них витамина С, определено точно и в окончательной форме его количество. Попутно затронут еще ряд других вопросов, связанных и с общей кумысной проблемой.

Изготовление из кобыльего молока кумыса и пользование им, правда, не для лечебных целей, существует, повидимому, уже очень давно у кочевых народов и отмечается еще Геродотом и затем в древних русских летописях, в которых он характеризуется, как опьяняющий напиток.

Первое описание приготовления, вкуса и действия кумыса мы находим у француза Вильгельма Рубрикиса (Willielmus de Rubriquis), путешествовавшего в 1253 г. по «Татарии» и называющего этот напиток «космос». О кумысе упоминает в 1269 г., называя его «кемыз», и венецианский путешественник Марко Поло (Marcus Paulus Venetus). Он пишет в своей книге «De Region. Orient.»: «...bibant lac equarum, quod taliter praeparant, ut videatur esse vinum album, non admodum insipidus potus» [«Они (кочевники) пьют молоко кобылиц, которое они так готовят, что оно кажется белым вином, далеко не безвкусный напиток»].

Данные о применении кумыса как лечебного фактора впервые появились в 1784 г. в отчете шотландского врача Джона Грива, служившего в русской армии, Эдинбургскому королевскому медицинскому обществу, членом которого он состоял. Следующее сообщение о кумысе было сделано д-ром Хеберлейном, англичанином, тоже русским военным врачом, который сам страдал туберкулезом и лечился кумысом ежегодно в течение 13 лет. Его сообщение было напечатано в 1811 г. на латинском языке в Москве. В беллетристической

литературе имеется указание, что и русские врачи, жившие в степных районах, уже применяли в это время кумысолечение для своих больных. У писателя С. Т. Аксакова в «Семейной хронике» рассказывается, как мать Аксакова провела курс кумысолечения в 1789 г. по предписанию уфимских врачей. Питье кумыса кочевниками С. Т. Аксаков, между прочим, характеризует следующими словами: «...и все, что может пить, от грудного младенца до дряхлого старика, пьет до-пьяна целительный, благодатный, богатырский напиток, и дивно исчезают все недуги голодной зимы и даже старости, полнотой одеваются осунувшиеся лица, румянцем здоровья покрываются бледные впалые щеки...».

Но все это было случайное, эпизодическое пользование кумысом, без всякой системы. Систематическое же лечение кумысом началось со времени основания первой кумысолечебницы в России в 1858 г., в шести верстах от Самары, врачом Нестером Васильевичем Постниковым, которого можно считать основоположником организованного кумысолечения. По удачному примеру Постникова начали открываться кумысолечебницы и другими врачами и не-врачами, сначала в Самарской губернии, затем в Оренбургской, Уфимской и в других губерниях.

Исключительная эффективность кумысолечения установлена уже давно и до сих пор не подвергается сомнению. В то же время давно высказывались мнения, что хотя ингредиенты кумыса высококачественны и имеют хорошее влияние на организм, однако одно только их действие недостаточно для объяснения этого большого эффекта, и что в кумысе есть, вероятно, еще нечто, что придает ему те особенности, которыми он обладает. Например, акад. Ф. Г. Яновский в своем выступлении на IV съезде российских терапевтов в 1912 г. по докладам «О значении кумысолечения», которым было посвящено одно заседание этого съезда, между прочим, сказал: «...до сих пор настоящая суть целебного действия кумыса не нашла себе надлежащего объяснения и остается все еще загадкой».

В 1929 г. мною было высказано [1], что, повидимому, в кумысе имеется большая насыщенность витаминами, производящими, вместе с другими ингредиентами кумыса, то благоприятное действие на организм, которое всюду отмечается. Роль витаминов, в частности витамина С, для организма, при том или другом его состоянии, как известно, очень велика, и мы здесь на этом подробно останавливаться не будем. Укажем только, что при туберкулезе, где больше всего и применяется в настоящее время кумысолечение, имеет большое

[1] Тезисы к докладу П. Ю. Берлина о кумысолечении при туберкулезе легких сделанному в 1929 г. на Шафрановском кумысолечебном курорте, в Институте курортологии и Туберкулезном институте.

значение недостаточность коры надпочечников, участвующей в обмене аскорбиновой кислоты (витамин С). В патофизиологическом синдроме при туберкулезе (капилляр-токсикозы, падение окислений, адинамия) нужно учитывать влияние гиповитаминоза С, который может возникать в результате воздействия эндогенных факторов (инактивация аскорбиновой кислоты). В основе падения резистентности эндотелия при туберкулезе лежит скрытый геморрагический диатез, являющийся следствием авитаминоза С. (Это — данные ряда авторов. Цитирую по обзорным статьям Л. М. Моделя и В. Г. Штефко.)

Витамин С влияет также на обмен веществ в организме и в частности на углеводный обмен (Меньшиков и др.).

До 1932 г. по разным причинам нам не удалось поставить работу с витаминами. За это время в 1930 г. была поставлена работа Е. К. Литвиновой в кумысолечебнице «Степной маяк» с витамином С в кумысе и кобыльем молоке («Курортно-санаторное дело», 1931, № 3—4), очевидно, для проверки указания Кенига, приводимого автором, о наличии в кумысе и кобыльем молоке витамина С. Хотя автор приходит к заключению, что витамин С в кумысе имеется, но работа не проводилась lege artis, так как, во-первых, сено, служившее авитаминозным кормом, не автоклавировалось, а нагревалось в стерилизаторе Коха или в сушильном шкафу; во-вторых, не были произведены гистологические исследования соответствующих органов морских свинок, что уменьшает достоверность работы; в-третьих, опыт проводился в течение 73—76 дней, вместо требуемых, как известно, 90—100 дней. Кроме того, в ней не был поставлен вопрос о выяснении количества кумыса, необходимого для предотвращения цынги у морской свинки. И автор сам, на основании своей работы, ограничивается только предположением, что кумыс (и кобылье молоко) содержит витамин С. Что касается Кенига, на которого ссылается автор, то, во-первых, и в его таблицах не указано точное количество витамина, а во-вторых, совершенно не известны те работы, на которых Кениг основывает эту часть своих таблиц, и как и где эти работы были проведены. Все это заставило нас считать, что поднятый нами в 1929 г. вопрос еще не сдвинулся с места в отношении витамина С. Поэтому мы приступили в 1932 г. к изучению этого вопроса с самого начала, не имея перед собой никаких обоснованных исходных пунктов. В 1932 г. нами, совместно с Р. И. Розиной, была проведена экспериментальная работа на морских свинках, показавшая, что 10 см³ кумыса в день предотвращают цынгу у морской свинки, питающейся С-авитаминозной пищей («Курортология и физиотерапия», 1935, № 3). Работой 1933 г. («Клиническая медицина», 1935, № 7), совместно с Р. И. Розиной, было выявлено, что и 5 см³ кумыса достаточны для этого. В том же 1933 г. в другом месте была проведена работа Е. Литвиновой («Курортология и физиотерапия»

1933, № 9), в которой она, независимо от полученных нами результатов, также пришла к выводу, что 5 см³ кумыса и кобыльего молока предотвращают цынгу у морской свинки. К сожалению, на каждую дозу, в том числе и на 5 см³ кумыса, у автора было только по одной морской свинке; кроме того, не были произведены гистологические исследования соответствующих органов морских свинок. Эти два момента не дают основания учитывать данные этой работы в какой бы то ни было мере.

Мои работы с Р. И. Розиной были предварительными, так как нами не было решено самое основное: о пределе С-витаминной активности кумыса и, этим самым, о количестве единиц витамина С, содержащихся в кумысе. Этот коренной вопрос мне пришлось разрешить уже в этой работе в 1934 г. Кроме того, я в настоящей работе поставил перед собой задачу выяснения причины появления такого большого количества витамина С в кумысе.

Мы знаем, что в коровьем молоке витамина С не много — от 11 о 55 единиц [1], в зависимости от времени года и характера кормов. Вопрос о количестве витамина С в кобыльем молоке, повидимому, никем еще основательно не изучался; по крайней мере, мне не удалось найти такой обстоятельной работы в доступной мне литературе. Если допустить, что в кобыльем молоке столько же витамина С, сколько в коровьем, то следует отнести появившееся большое количество витамина С в кумысе к тем процессам, которые происходят во время приготовления кумыса. Такой момент появления витамина С в кумысе вытекает и из витаминных таблиц Кенига и Штеппа. В этих таблицах не указывается точное количество единиц витаминов, но оно обозначается у них знаками: +, ++, +++, ++++, +++++ или знаком минус при отсутствии витаминов. В отношении молока и молочно-кислых продуктов имеются в этих таблицах следующие обозначения — у Штеппа: кор. мол. +, кислое молоко ++; у Кенига: кор. мол. +, кефир ++, кобылье молоко +, кумыс ++. Отсюда вытекает, что, как по Штеппу, так и по Кенигу, при переходе молока в молочно-кислое состояние в нем нарастает количество витамина С. Однако, на чем основана эта часть таблиц, нам не известно. На все наши запросы, имеются ли работы в этом отношении, мы никакого ответа не получили. Особенно нам было неясно, на какой работе

[1] Количество единиц витамина С исчисляется следующим образом. То количество данного вещества, уменьшение которого уже не предохраняет морскую свинку от цынги, принимается за делитель, 1000 г или см³ этого вещества — за делимое, а частное выражает количество единиц витамина С в данном веществе. Например, если бы оказалось, что 5 см³ кобыльего кумыса являются предельным количеством, предохраняющим морскую свинку от цынги, то количество единиц витамина С в кумысе является 1000 : 5 = 200. При пересчете на аскорбиновую кислоту 1 единица витамина С содержит 1 мг аскорбиновой кислоты.

основывает Кениг свое указание в таблице, что в кумысе больше витамина С, чем в кобыльем молоке. Насколько нам известно, в Германии (на родине Кенига), как и в других странах, кроме нашего Союза, кумыс не применяется, а в нашей стране таких работ по тому времени, когда Кениг составлял свои таблицы, не было. Поэтому принять голословно обозначения в таблицах Штеппа и Кенига как указание на место, где начинает появляться большое количество витаминов, мы не могли и должны были подвергнуть этот вопрос изучению. Для этой цели мною были взяты для опыта, помимо кобыльего кумыса, еще продукты молочно-кислого брожения из коровьего молока: кефир и коровий кумыс. Если витамин С появляется в кобыльем кумысе под влиянием процессов, происходящих при изготовлении его из молока, то такое же количество витамина С должно образоваться и в этих продуктах. Из этих двух продуктов кефир является более распространенным, но так как по своей густой консистенции и по количеству молочной кислоты, спирта и углекислоты он отличается от кобыльего кумыса, то мы еще взяли для сравнения коровий кумыс, который имеет такую же жидкую консистенцию, как и кобылий кумыс, и такое же приблизительно количество молочной кислоты, спирта и углекислоты, т. е. ингредиентов, получаемых при молочно-кислом брожении в кобыльем кумысе. Если бы при изучении оказалось, что кефир и коровий кумыс не имеют такого же количества витамина С, какое имеет кобылий кумыс, то было бы совершенно ясно, что источник обилия витамина С следует искать в исходном материале, т. е. в кобыльем молоке, и полагать, что кобылье молоко богаче витамином С, чем коровье. Чтобы не нужно было начинать производство опыта с кобыльим молоком уже после проверки на это кефира и коровьего кумыса, в эту же работу был включен и опыт с кобыльим молоком.

Решено было тут же выяснить еще один вопрос. Если окажется, что кобылье молоко само является источником витамина С, то возникает вопрос о происхождении этого витамина в молоке: есть ли это эндогенный фактор у кобылицы, или экзогенный — из трав целинных степей, которыми она питается. Для решения этого вопроса следовало бы поставить несколько кобылиц на стойловое кормление и сравнить их молоко с молоком кобылиц на пастбищном корме. В 1934 г., когда производилась настоящая работа на Шафрановском курорте, не представлялось возможным осуществить этот опыт[1]. Однако, если бы оказалось, что причина обилия витамина С лежит в этих травах, то возникает вопрос: сохраняют ли эти травы в скошенном виде витамин С, что может иметь большое значение, при вопросе о кормах для кобылиц, как для кумысных курортов в жар-

[1] Он был, между прочим, осуществлен мною в 1935 и 1936 гг. Материал находится у меня в стадии обработки.

кую пору, когда трава выгорает, так и для большой проблемы о внекурортном и зимнем кумысолечении. В последнем случае нужно знать, имеет ли сено целинных степей какое-либо преимущество перед иным сеном. Поэтому, наряду с автоклавированным сеном, лишенным витамина С, плюс овес, которые давались всем свинкам, одна группа получала неавтоклавированное сено и овес.

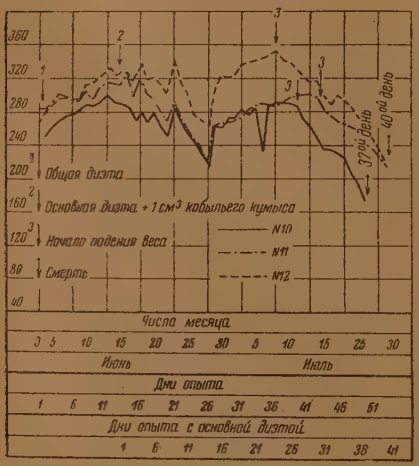
Мы решили включить сюда и вопрос: из каких именно трав состояло то сено, которое мы давали свинкам, как в автоклавированном, так и неавтоклавированном виде. Если бы оказалось, что неавтоклавированное сено с целинных степей содержит в себе витамин С в количестве, достаточном для предохранения морской свинки от цынги, то возник бы вопрос о характере трав и об отличии их от других видов трав, которыми питаются кобылицы на разных кумысных курортах, и отсюда следовал бы в дальнейшем ряд вопросов научно-практического характера.

Кроме того, сено, которое употребляется для морских свинок при опытах по витамину С в разных местах и в разное время, не дает точного представления, что́ именно потребляли свинки, так как, например, сено московское, сено ленинградское, сено лондонское, сено нью-йоркское и т. д. представляют собой далеко не один и тот же набор высушенных трав; да и в самой, например, Москве или Ленинграде может получиться в разное время сено из совершенно различных трав. Поэтому я решил в этой работе уточнить это обобщающее слово «сено». С самого начала опыта я выделил определенное место в целинной степи, где косилось сено для подопытных морских свинок, а из других мест сено не брали. В то же время мы из этого места набрали ассортимент из всех трав, входивших в этот участок, и послали их в Москву, где они были определены биологом Э. С. Цейтлин. Там оказался следующий состав:

Русские названия	Латинские названия
1. Ковыль волосистый	1. *Stipa capillata* L.
2. Ковыль блестящий	2. *Stipa splendens* (Trin)
3. Колокольчик персиколистный	3. *Campanula persicifolia* L.
4. Андреев крест	4. *Veronica spicata* L.
5. Овсяница овечья	5. *Festuca ovina* L.
6. Лук белый	6. *Allium albidum* Fisch.
7. Душица обыкновенная	7. *Origanum vulgare* L.
8. Костер прямой	8. *Bromus erectus* Huds.
9. Василек перистый	9. *Centaurea scabiosa* L.
10. Люцерна серповидная	10. *Medicago falcata* L.
11. Подмаренник настоящий	11. *Galium verum* L.
12. Короставник татарский	12. *Knautia tatarica* Litw.

Русские названия	Латинские названия
13. Заячья капуста	13. *Sedum maximum* Sut.
14. Клевер луговой	14. *Trifolium pratense* L.
15. Лактук сибирский	15. *Mulgedium Sibiricum* Less.
16. Тимофеева трава — тимофеевка	16. *Phleum pratense* L.
17. Подорожник наибольший	17. *Plantago maxima* Ait.
18. Чистец лесной	18. *Stachys silvatica* L.
19. Василек русский	19. *Centaurea ruthenica* Lam.
20. Ястребинка зонтичная	20. *Hieracium umbellatum* L.
21. Клевер красный колосовидный	21. *Trifolium rubens* L.
22. Колокольчик развесистый	22. *Campanula patula* L.
23. Чернобыльник	23. *Artemisia vulgaris* L.
24. Гвоздика полевая	24. *Dianthus campestris* MB.
25. Мышиный горошек	25. *Vicia cracca* L.
26. Тысячелистник обыкновенный	26. *Achillea millefolium* L.
27. Поповник тысячелистный	27. *Pyrethrum millefoliatum* W.
28. Смолевка поникшая	28. *Silene nutans* L.
29. Полынок	29. *Artemisia austriaca* Jacq.

Это определение было только качественное. Количество же каждого вида этих трав, приходящееся на один квадратный метр площади, нами не было учтено. Этот вопрос может быть предметом дальнейшего изучения и уточнения, главным образом в том случае, если бы оказалось, что это сено имеет достаточное количество витамина С.

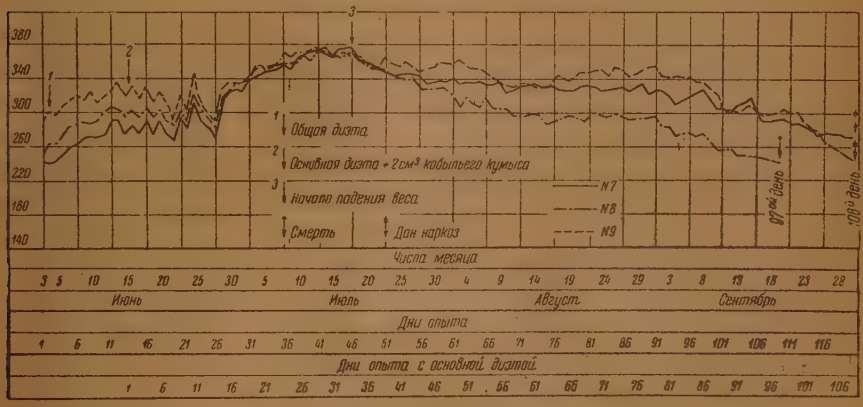


Фиг. 1. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 1 см³ кобыльего кумыса

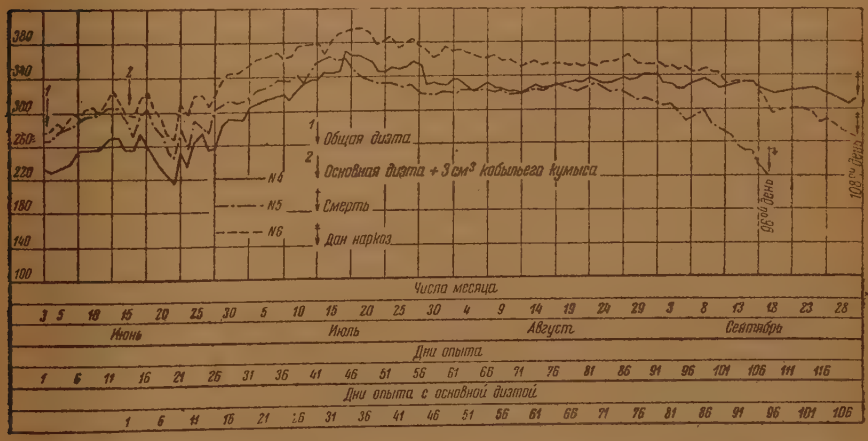
Дозу кобыльего кумыса, не предохраняющую от цынги, мы искали в пределах от 1 до 4 см³, так как 5 см³, как мы уже установили, предохраняют от цынги. Всего у нас было на опыте 33 морские свинки. На кобыльем кумысе было четыре группы по 3 свинки в каждой группе. Одной из этих групп мы давали ежедневно, в добавление к С-авитаминозной (основной) диэте Хэсса и Унгера (автоклавированное 1 час при 120° сено 25 г и овес 30 г) + 1 см³ кумыса,

а другой группе — то же самое + 2 см³, третьей + 3 см³ и четвертой + 4 см³. На кобыльем молоке было четыре группы по 2 свинки, которые тоже получали дозы в 1, 2, 3 и 4 см³. На кефир и на коровий кумыс мы посадили по две группы по 2 свинки в каждой на 2 см³ и на 4 см³. Две свинки были контрольными, получали С-авитаминозный корм, но кумыса им не давали. Три свинки получали неавтоклавированное сено и овес.

До 15 июня все свинки были на общей диэте: на сене, свекле и овсе, причем с 3 июня они взвешивались ежедневно, и вес у них прибавлялся нормально. С 15 июня им начали давать С-авитаминозную пищу и продолжали их ежедневно взвешивать.

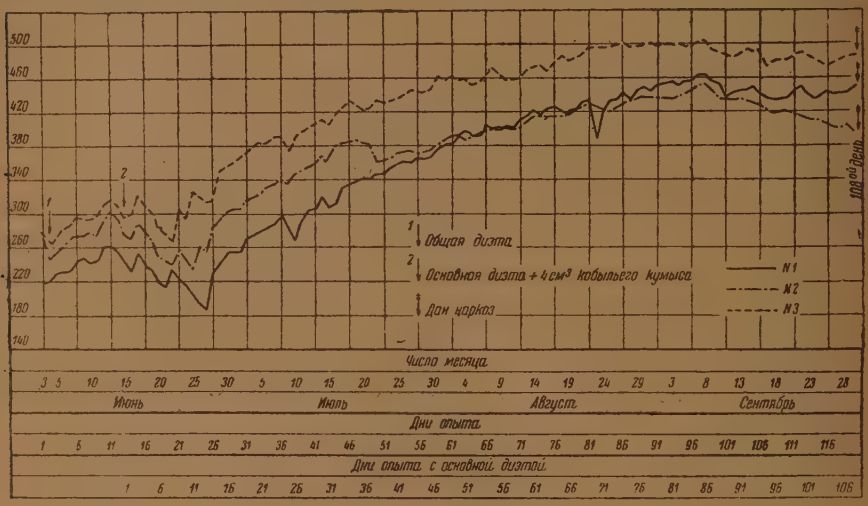


Фиг. 2. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 2 см³ кобыльего кумыса

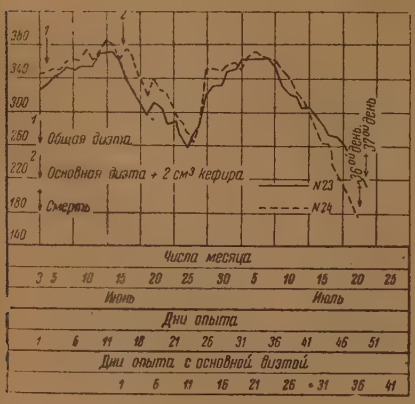


Фиг. 3. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 3 см³ кобыльего кумыса

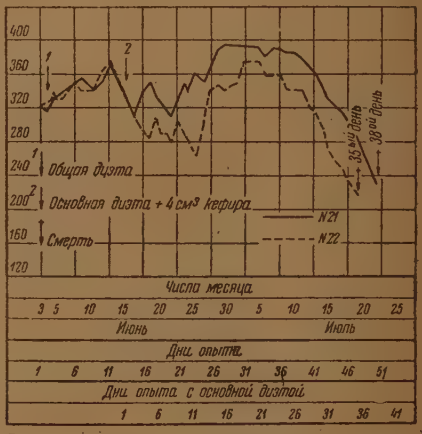
Из приведенных здесь 14 диаграмм и одной таблицы веса и продолжительности жизни свинок видно, какая разница между свинками, получающими кобылий кумыс и кобылье молоко, с одной стороны,



Фиг. 4. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 4 см³ кобыльего кумыса



Фиг. 5. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 2 см³ кефира

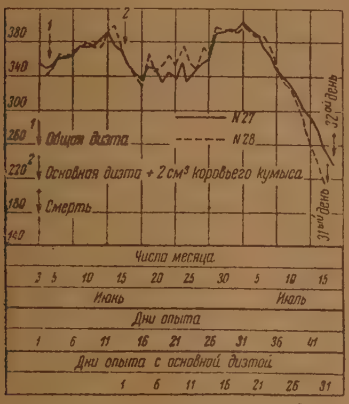


Фиг. 6 Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 4 см³ кефира

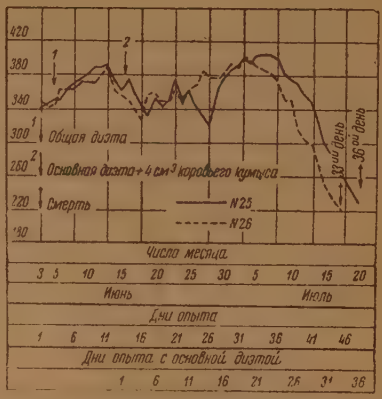
и получающими кефир и коровий кумыс, с другой,— как в продолжительности жизни, так и в ходе кривой веса.

Все свинки вскрывались мною в Шафранове в день смерти среди сезона или при наркозе под хлороформом в конце сезона 30 сентября. Опыт со времени дачи основной диэты продолжался 108 дней.

Патолого-анатомически мы получили самую распространенную и прогрессирующую форму цынги (цынга III степени) у свинок № 10, 11 и 12, пивших 1 см³ кобыльего кумыса, № 7 и 9—2 см³, № 5

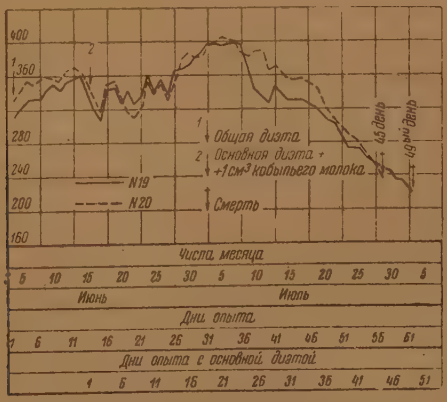


Фиг. 7. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм +2 см³ коровьего кумыса



Фиг. 8. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 4 см³ коровьего кумыса

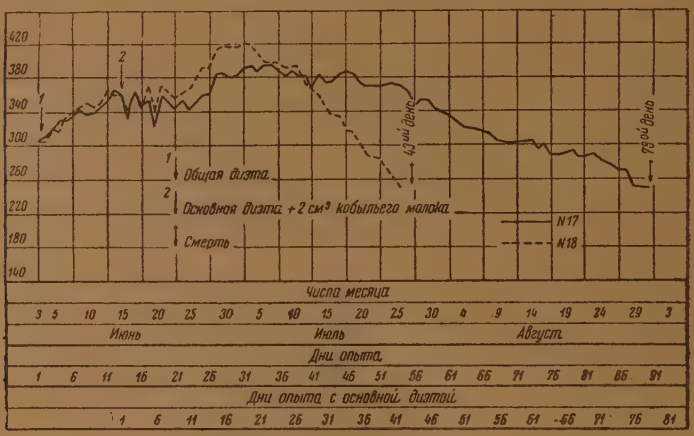
3 см³, № 23, 24, 21 и 22 — 2 и 4 см³ кефира, № 27, 28, 25 и 26 — 2 и 4 см³ коровьего кумыса, № 19 и 20—1 см³ кобыльего молока, № 29 и 30 — контроль, № 31 и 33 — на неавтоклавированном сене.



Фиг. 9. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм + 1 см³ кобыльего молока

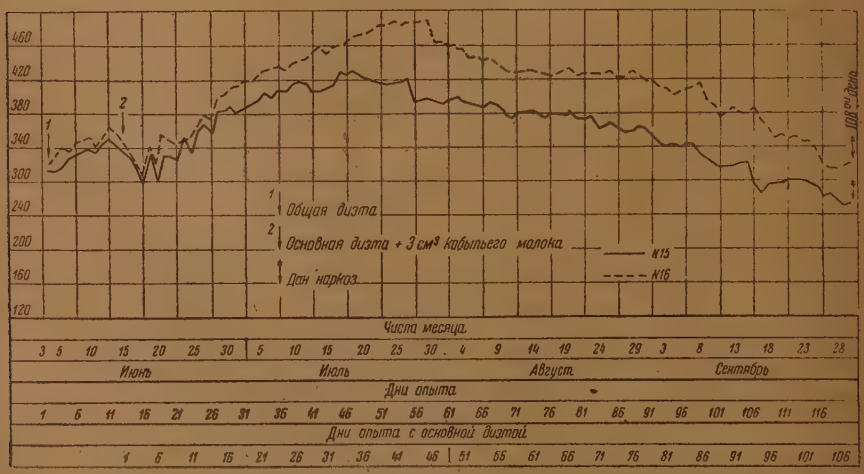
Подостро текущую, не очень распространенную форму (цынга II степени) дали свинки: № 8 — на 2 см³ кобыльего кумыса, № 4 и 6 — на 3 см³, № 18 — на 2 см³ кобыльего молока и № 32 — на неавто-

клавированном сене. Признаки начальной формы цынги (цынга I степени) дали свинки: № 1 и 2 — на 4 см³ кумыса и № 17 — на 2 см³ кобыльего молока. Явлений цынги не было отмечено совсем у свин-



Фиг. 10. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм +2 см³ кобыльего молока

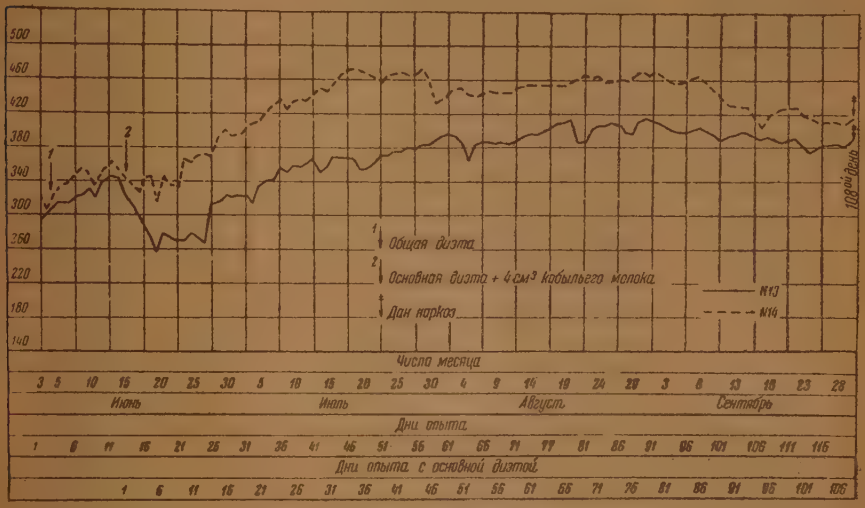
ки № 3 на 4 см³ кумыса, у свинок № 15 и 16 — на 3 см³ кобыльего молока и № 13 и 14 — на 4 см³ кобыльего молока.



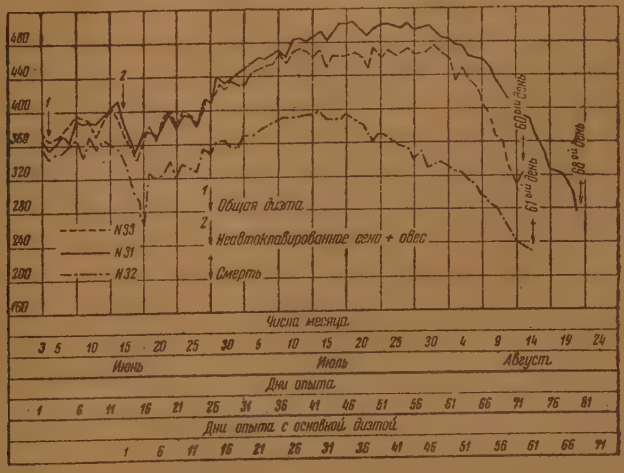
Фиг. 11. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм +3 см³ кобыльего молока

При гистологическом исследовании органов морских свинок получились следующие данные. У свинок: № 10, 11 и 12, бывших на 1 см³ кобыльего кумыса, № 9 — на 2 см³ кумыса, № 23, 24, 21 и 22 —

на 2 и 4 см³ кефира, № 27, 28, 25 и 26 — на 2 и 4 см³ коровьего кумыса, № 19 и 20 — на 2 см³ кобыльего молока, № 18 — на 2 см³ кобыльего молока, № 29 и 30 — контрольных и № 31 — на неавтокла-



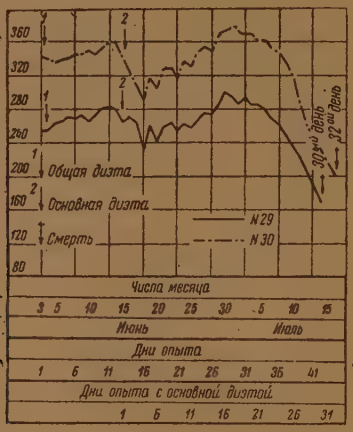
Фиг. 12. Морские свинки, получавшие С-авитаминозный корм +4 см³ кобыльего молока



Фиг. 13. Морские свинки, получавшие неавтоклавированное сено + овес

вированном сене, были явления цынги III степени. У свинок № 7 и 8 — на 2 см³ кумыса, № 4, 5 и 6 — на 3 см³, № 2 — на 4 см³, № 32 и 33 — на неавтоклавированном сене, — были явления цынги II сте-

пени. У свинок: № 1 и 3 — на 4 см³ кумыса, № 17 — на 2 см³ кобыльего молока и № 15 — на 3 см³ кобыльего молока,— оказались явления цынги I степени. У свинок № 16 на 3 см³ кобыльего молока и № 13 и 14 — на 4 см³ кобыльего молока явлений цынги не было совершенно.



Фиг 14. Морские свинки, получавшие только С-авитаминозный корм (контрольные)

Приведем здесь по одному протоколу вскрытия и гистологического исследования по каждой из трех степеней цынги и при отсутствии ее.

Гистологические данные, за исключением нескольких случаев, в общем совпали с данными макроскопическими патолого-анатомическими. В случаях, протоколы которых мы здесь приводим, имеется как раз полное совпадение.

ПРОТОКОЛ

вскрытия свинки № 10, получавшей авитаминозный корм+1 см³ кобыльего кумыса, 24 июля 1934 г.

Волосяной покров взъерошен, сухой. В волосах обилие паразитов. Кожа тонкая, дряблая. Полное отсутствие подкожного жирового слоя. Отсутствие жира вокруг внутренних органов. Мышцы атрофичны. Правый коленный сустав резко утолщен. В сумке сплошное кровоизлияние, инфильтрирующее также окружающие мышцы. Левый коленный сустав — то же самое, но еще и с распространением кровоизлияния на ткани паховой области. Кости конечностей обнаруживают ясную ломкость. Резцы желтовато-коричневого цвета, легко ломаются у шейки. Коренные зубы тоже желтовато-коричневые, крайне резко расшатаны, вынимаются из ячейки без всякого напряжения. Большие, ясно заметные утолщения (четки) желтоватого цвета в местах соединения ребер с хрящом. Множественные кровоизлияния в межреберных мышцах.

Таблица 1

№ свинки	Что получала, кроме С-авитаминозного корма	Продолжит. жизни после начала опыта (в днях)	Вес (в граммах) в начале опыта	Вес (в граммах) к концу опыта	Прибавка или потеря в весе в абс. цифрах	Прибавка или потеря в весе в %	Степень цынги по данным патолого-анатомич.	Степень цынги по данным гистологическим
10	1 см³ кумыса	37	288	172	— 116	— 40	III	III
11		40	292	220	— 72	— 25	III	III
12		40	324	220	— 104	— 32	III	III
7	2 » »	108[1]	276	272	— 4	— 14	II	II
8		97	292	240	— 52	— 18	II	II
9		108	320	240	— 80	— 25	III	III
4	3 » »	108	252	310	+ 58	+ 23	II	II
5		95	296	220	— 76	— 26	III	II
6		108	300	264	— 36	— 12	II	II
1	4 » »	108	252	452	+ 200	+ 79	I	I
2		108	280	392	+ 112	+ 40	I	II
3		108	296	484	+ 188	+ 64	0	I
23	2 см³ кефира	37	360	224	— 136	— 38	III	III
24		36	360	192	— 168	— 47	III	III
21	4 » »	35	340	228	— 112	— 46	III	III
22		38	340	216	— 124	— 36	III	III
27	2 см³ коровьего кумыса	32	368	236	— 132	— 36	III	III
28		31	368	216	— 136	— 39	III	III
25	4 см³ коровьего кумыса	36	364	240	— 152	— 41	III	III
26		33	356	220	— 136	— 38	III	III
19	1 см³ кобыльего молока	49	328	224	— 104	— 32	III	III
20		45	340	236	— 104	— 31	III	III
17	2 см³ кобыльего молока	78	364	248	— 116	— 32	I	I
18		43	360	248	— 112	— 31	II	III
15	3 см³ кобыльего молока	108	336	272	— 64	— 19	0	I
16		108	348	320	— 28	— 8	0	0
13	4 см³ кобыльего молока	108	320	388	+ 68	+ 21	0	0
14		108	340	412	+ 72	+ 21	0	0
29	Контрольные только на С-авитаминози. корме	30	264	168	— 96	— 36	III	III
30		32	340	204	— 136	— 40	III	III
31	Неавтоклавированное сено + овес	68	388	272	— 116	— 30	III	III
32		61	344	228	— 116	— 34	II	II
33		59	380	328	— 52	— 14	III	II

[1] 108 дней, конец опыта — вскрытие под наркозом.

В легких — явления застоя и полнокровия. Печень и селезенка атрофичны, буроватая окраска. Почки застойны, полнокровные, разбухшие. Надпочечники значительно увеличены. Кора их широкая. Мозговой слой почти неразличим. Желудок — норма. Кишечник — на всем протяжении слизистой — кровоизлияния. По мягкой мозговой оболочке — точечные кровоизлияния.

ПРОТОКОЛ

гистологического исследования органов той же морской свинки

Бедро и голень. Кровоизлияние, некроз и фиброз костного мозга. Остеопороз. Обширные кровоизлияния в мягких тканях. Резцы. Резкое полнокровие периоста. Кровоизлияния в мягких тканях. Челюсти. Некроз слоя одонтобластов. Рассасывание дентина. Остеопороз костной челюсти. Плечо — норма. Ребра. Картина острых цынготных изменений со стороны костного мозга, кости и мягких тканей. Легкое — резкое застойное полнокровие. Очаги гипостазов. Печень. Мелкие очаги кровоизлияний под капсулой и в паренхиме печени. Резкое полнокровие. Равномерная атрофия печеночных элементов. Местами отложения пигмента в виде мелких зерен, местами некробиоз печеночных клеток. Почки. Резкое полнокровие. Мутное набухание со стороны эпителиальных мочевых канальцев, местами в просвете последних гиалиновые, цилиндрической формы, массы. Клубочки полнокровные, с пролиферацией эндотелия сосудов. Миокард. Разбухание волокон, местами гомогенизация их, отсутствие поперечной полосатости. Мозг. Полнокровие, периваскулярные кровоизлияния в мягкой мозговой оболочке и ткани мозга. Дегенерация ганглиозных клеток, местами полихромазия волокон. Надпочечник. Резкое полнокровие. Кора широкая, богата липоидами. Мозговой слой узкий.

Заключение. У свинки цынга в острой форме (цынга III степени).

ПРОТОКОЛ

вскрытия морской свинки № 8, получавшей авитаминозный корм+2 см³ кобыльего кумыса, 19 сентября 1934 г.

Волосяной покров взъерошен. Обилие паразитов в нем. Кожа истончена. Подкожного жирового слоя мало. Оба коленных сустава утолщены. В левой сумке и в окружающей мышечной ткани множественные мелкие кровоизлияния. В правой желтоватый оттенок. Кости обнаруживают ясно ощутимую хрупкость. Суставы передних конечностей особых изменений не дают. Коренные зубы имеют желтовато-сероватый оттенок, довольно легко вынимаются. Резцы — норма. На ребрах ясные, но мелкие четки желтоватого цвета. Кровоизлияния в межреберных мышцах. В легких — застойные явления. Печень и селезенка — атрофичны, буроватой окраски. В почках застойные явления. Надпочечники увеличены. Кора их несколько шире. Мозговой слой слабо заметный, буро-красного цвета. Желудок — норма. На слизистой кишечника местами мелкие кровоизлияния. Мозг — ничего особенного.

ПРОТОКОЛ

гистологического исследования органов той же морской свинки

Миокард. Дегенерация волокон, слабо различимая поперечная полосатость. Местами пролиферация клеточных элементов. Надпочечник. Полнокровие, местами мелкие кровоизлияния. Смазанность рисунка коры, некроз (аутолиз) клеточных

элементов ее. Резкая дегенерация ганглиозных клеток мозгового слоя. Легкое. Застойное полнокровие, гипостазы. Местами периваскулярные инфильтраты. Почка. Полнокровие. Резкое набухание и вакуолизация эпителия мочевых канальцев, местами некробиоз его. Некоторая пролиферация эндотелия клубочков. Мозг — ничего особенного. Печень. Полнокровие, стаз. Умеренная атрофия печеночных клеток. Хорошая контурность границ печеночных клеток. Местами нерезкое ожирение. Ребра. Полоса окостенения и костный мозг. Остеопороз, местами образование костных мозолей. Мелкие кровоизлияния и инфильтрация в мышцах. Бедро и голень. Та же картина. Кровоизлияния в мышцах и надкостнице выражены резче. Резцы — ничего особенного. Коренные зубы. Кровоизлияния в надкостнице и мягких тканях зуба. Остеопороз.

Заключение. Подострая форма цынги (цынга II степени).

ПРОТОКОЛ

вскрытия морской свинки № 1, получавшей авитаминозный корм+4 см³ кобыльего кумыса, 20 сентября 1934 г.

Волосяной покров гладкий, не взъерошен. Кожа имеет некоторую упругость. Подкожно-жировой слой и мышцы в удовлетворительном состоянии. Коленные суставы, а также передние конечности ни по своей форме, ни по окраске особых изменений не дают. Коренные зубы бело-желтоватые, вынимаются с некоторым напряжением. Резцы особых изменений не представляют. Небольшие утолщения желтоватого цвета в местах соединения реберной пластинки с хрящом. Единичные мелкие кровоизлияния в межреберных мышцах. В легких особых патологических изменений нет. Сердце—N. Печень темнокрасного цвета. Селезенка — N. Почки застойны. Надпочечники — ничего особенного. Желудок и кишечник — N.

ПРОТОКОЛ

гистологического исследования органов той же морской свинки

Плечо — N. Бедро и голень. Полоса окостенения, кортикальное вещество — N. Костный мозг богат клетками, местами, около полосы энхондрального окостенения, огрубение ретикулума. Мягкие ткани — N. Коренные зубы. Резкое полнокровие мягких тканей зуба. В остальном — N. Ребра. Около полосы энхондрального окостенения обширные некрозы костного мозга с разрушением кортикального вещества. Кровоизлияния как в костном мозгу, так и в мягкой ткани. Остеопороз. Резцы — мелкие кровоизлияния в периосте, в остальном — N. Почка. Полнокровие. Пролиферация эндотелия клубочков. Местами очаговая пролиферация, интерстиция. Разбухание эпителия мочевых канальцев, зернистый вид протоплазмы эпителия. Местами в просвете канальцев гомогенные гиалиноподобные массы. Печень. Полнокровие. Мутное набухание, местами некробиоз отдельных печеночных клеток. Нерезкое крупно-капельное ожирение, резко выраженное в периферических частях долек. Селезенка. Ничего особенного, за исключением несколько избыточного количества пигмента в клетках пульпы. Мозг — ничего особенного. Миокард. Волокна, разбухшие местами, со слабо выраженной поперечной полосатостью. Пролиферация клеточных элементов межуточной основы. Легкое. Очаговая начинающаяся пневмония с большим количеством эозинофильных клеток в альвеолярных перегородках. В остальном обычная картина.

Заключение. Признаки начальной формы цынги (цынга I степени).

ПРОТОКОЛ

вскрытия морской свинки № 14, получавшей авитаминозный корм+4 см³ кобыльего молока, 30 сентября 1934 г.

Волосяной покров блестящий. Кожа достаточно упруга. Подкожно-жировой слой и мышцы хорошо развиты. Суставы задних и передних конечностей без каких-либо патологических явлений. Зубы белые, сидят крепко, не вынимаются. Ребра не дают уклонений от нормы. Межреберные мышцы — N. Хрупкости костей нет. Во внутренних органах каких-либо патологических явлений не отмечается.

ПРОТОКОЛ

гистологического исследования органов той же морской свинки

Плечо — N. Резцы — N. Почка. Полнокровие, мутное набухание, местами некробиоз эпителия канальцев. Вакуолизация его. Клубочки полнокровны. Миокард. Резкое набухание волокон, отсутствие поперечной полосатости. Печень. Мутное набухание, местами нерезкое ожирение, местами регенерация печеночных клеток, умеренное полнокровие. Мозг — ничего особенного. Резцы — N. Ребра — N Коренные зубы — N. Бедро и голень — N. Плечо — N. Полоса энхондрального окостенения, костный мозг, кортикальное вещество, надкостница и мышцы не представляют каких-либо изменений.

Заключение. Явлений цынги нет.

Подводя итог нашим данным, нужно констатировать следующее. После 5 см³ кобыльего кумыса, предохраняющих морскую свинку от цынги, следующей дозой, не предохраняющей, являются 4 см³ кумыса, которые дали уже начальную и, отчасти, среднюю форму цынги. Отсюда можно заключить, что в кумысе содержится 200—250 единиц витамина С. Поскольку даже при 4 см³ кефира и коровьего кумыса получается цынга III степени как патолого-анатомически, так и гистологически, при резком падении веса и быстрой смерти свинки, то ясно, что такое обилие витамина С в кумысе не появляется во время его приготовления из молока, так как в таком случае мы имели бы его и в этих продуктах молочно-кислого брожения. С другой стороны, оказалось, что при 4 см³ кобыльего молока цынги не было обнаружено совершенно, в то время как в кумысе при этой дозе цынга имеется, и большое количество витамина С в кумысе не появляется вновь, а содержится в исходном материале — кобыльем молоке, в котором количество единиц 250—333, т. е. больше, чем в кумысе. Следовательно, данные в таблицах Кенига о большем количестве витамина С в кумысе, чем в кобыльем молоке, не подтверждаются нашими данными. Повидимому, указания в таблицах Кенига и Штеппа о большем количестве витамина С в кислом молоке и кефире, чем в молоке, основаны тоже на умозрительном представлении, но не на изученных данных.

При изучении вопроса, где же источник уменьшения витамина С при переходе из молока в кумыс, мы воспользовались высказан-

ным проф. М. Н. Шатерниковым предположением во время нашего доклада по этому вопросу в витаминном отделении Института питания, что, на основании полученных мною данных, можно теперь объяснить, почему в коровьем молоке незначительное количество витамина, несмотря на то, что корова нередко употребляет пищу, богатую этим витамином. У нее, в отличие от лошади, пища проходит не по одному желудку, а по четырем его отделениям — рубцу, сетке, книжке и сычугу, где она подвергается изменениям и теряет часть витамина С. После ознакомления с этим вопросом мне удалось выяснить, что у коровы происходит весьма усиленное брожение в рубце и сетке, которые, по выражению акад. Леонтовича, являются «бродильным чаном». Во время производства кумыса из кобыльего молока основным процессом является брожение в двух видах: молочно-кислое, под влиянием молочно-кислых бактерий, и спиртовое, под влиянием дрожжей. По аналогии с явлениями в рубце и сетке у коровы, следует полагать, что брожение вообще является моментом, в известной мере инактивирующим аскорбиновую кислоту (витамин С), и поэтому в кумысе меньше витамина С, чем в кобыльем молоке.

Указанная роль брожения для витамина С может быть, между прочим, использована и при изучении ряда других вопросов, как, например, силосование кормов и пр.

Отсюда напрашивалось бы заключение, что кобылье молоко важнее для человеческого организма, чем кумыс. Но это было бы неправильным заключением, так как следует принять во внимание и другие ингредиенты кумыса, которых нет в молоке и которые появляются в нем при изготовлении его. Таковы — молочная кислота, спирт, углекислота, молочно-кислые бактерии и дрожжи. Они имеют тоже свое большое значение для организма. Одни из данных нашей настоящей работы, указывающих на большее значение для организма кумыса, чем молока, можно видеть на наших диаграммах из сравнения нарастания веса свинок, получающих 4 $см^3$ кумыса и 4 $см^3$ кобыльего молока. Вообще мы не склонны рассматривать обилие витамина С в кумысе как единственное его большое достоинство. Тут значение витамина С вырастает именно оттого, что он соединен органически и с другими важными ингредиентами кумыса, действующими на организм совместно с витамином. В таком случае витамин С в кумысе имеет для организма, повидимому, гораздо большее значение, чем, например, витамин С в апельсинном, лимонном или капустном соке, где он имеется хотя и в большом количестве[1], но

[1] Однако и в отношении самого витамина следует указать, что с кумысом его обычно употребляют в большем количестве в день, чем с этими соками. Кумыс употреблялся раньше в больших количествах (3—5 л в день). Нашими исследованиями

соединен с небольшим количеством других ингредиентов, уступающих притом качественно кумысным ингредиентам. Мы знаем, по ряду опытов исследователей, что при кормлении, например, двух групп белых крыс, одной — цельной, подходящей для них пищей, а другой — химическими ингредиентами этой пищи,— первая группа давала хороший рост и вес, а другая хирела и, отчасти, даже погибала. Следовательно, большое значение имеет синтез составных частей продуктов, и чем данный продукт насыщен большим количеством ингредиентов высококачественного характера, тем он ценнее. Однако кобылье молоко может иметь и свое значение в отдельных случаях, где его нельзя заменить кумысом. Например, я полагаю, что оно явилось бы весьма полезным при острой и свежей язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, поскольку кобылье молоко не является раздражающим веществом и содержит в себе высококачественный белок, состоящий из 25% пептонов, полипептидов и аминокислот, очень легко всасывающихся, а также из высококачественного жира и углеводов в большом количестве (сахара в кобыльем молоке содержится около 6.5%) и притом большого количества витамина С. Вкус кобыльего молока приторно-сладкий; поэтому его нужно употреблять в холодном виде и, конечно, небольшими порциями.

Исходя из того, что кобылье молоко по своим качествам и полноценности очень близко подходит к женскому молоку, его можно, по-моему, попытаться употреблять для детей раннего возраста в тех случаях, когда необходимо прибегнуть к искусственному вскармливанию.

Для уяснения высказанных нами здесь соображений остановимся вкратце на характеристике и составе кобыльего молока и кумыса и на действии на организм отдельных ингредиентов кумыса.

Ряд моментов отличает кобылье молоко от коровьего и приближает его и к женскому.

1) Цвет. Кобылье молоко имеет голубоватый оттенок.

2) Вкус. Оно, как и женское молоко, слаще коровьего.

3) Белок. В нем содержится 2.2% белка, в коровьем — 3.4%, а в женском — 2.1%. По характеру белков молоко животных, как известно, делят на два вида — казеиновое и альбуминовое. В первом казеина содержится не менее $^3/_4$ всех белков, во втором — не более $^2/_3$. Ко второму виду относится молоко лошади, осла, собаки и человека, а к первому виду — молоко всех остальных животных. Отношение казеина к альбумину (и глобулину) в коровьем молоке

доказано, что дозировка его должна быть уменьшена и не должна превышать 1.5 л в день. Но даже при этой дозировке разве кто-либо выпивает в день 1.5 л апельсинного, лимонного или капустного сока?

87.3 : 12.7, а в кобыльем (по Инихову) 60 : 40, в женском молоке — 40% казеина, 40% альбумина и глобулина и 20% других азотистых веществ (мочевины, аммиака, аминокислот и пр.). Кроме того, экспедицией Центрального института курортологии установлено, что значительная часть белков кобыльего молока (до 25%) находится в виде пептонов и аминокислот (Г. С. Инихов), чего мы в коровьем молоке не имеем. При скисании кобыльего молока казеин выпадает весьма нежными мелкими хлопьями, почти неощутимыми на язык и почти не меняющими консистенции жидкости. Казеин кобыльего молока по высушивании сравнительно легко растворяется в воде. В искусственном желудочном соке казеин кобыльего молока растворяется значительно легче и быстрее, чем казеин коровьего молока.

4) Жир. Количество его 2.0%, в коровьем — 3.8%, а в женском — 3.5%. Жировые шарики меньше коровьих.

Таблица 2

	Число шариков (в %)		
	от 0 до 3 μ в диаметре	от 3 до 6 μ в диаметре	свыше 6 μ в диаметре
В коровьем молоке	64.1	32.5	3.4
» кобыльем »	88.0	10.0	2.0

По химическому составу жир кобыльего молока сильно отличается от коровьего, являясь более нежным.

5) Молочный сахар. В кобыльем молоке — 6.5%, в коровьем — 4.7%, в женском — 6.5%.

6) Зола. В кобыльем молоке — 0.33%, в коровьем — 0.70%, в женском — 0.29%.

7) Сухие вещества. В кобыльем молоке — 10.58%, а в коровьем — 12%.

8) Удельный вес. Кобыльего молока — 1034, коровьего — 1032, женского — 1032.

9) Кислотность. По Тернеру, в кобыльем молоке — 5.5%, в коровьем молоке — 17.0%, в женском — 5.5%; pH — в кобыльем 7.0—7.2, в коровьем — 6.3—6.9.

Количества составных частей молока всех животных, в особенности жира и молочного сахара, меняются от различных условий: от времени лактации, от кормов, от времени года, от времени получения молока (утреннее, дневное, вечернее) и т. д. Мы здесь указали средние цифры.

Все указанные свойства кобыльего молока делают его исключительным продуктом для изготовления из него целебного напитка

в виде кумыса. Наличие в кобыльем молоке большого количества молочного сахара (6.5%) делает его весьма удобным для развития в нем процессов брожения. Под влиянием молочно-кислых бактерий молочный сахар, присоединяя частицу воды, распадается на две гексозы:

$$C_{12}H_{22}O_{11} + H_2O = 2C_6H_{12}O_6.$$

Одна частица гексоз, под действием же молочно-кислых бактерий, распадается на две частицы молочной кислоты:

$$C_6H_{12}O_6 = 2CH_3CH(OH)COOH.$$

Другая частица гексоз, под влиянием дрожжей, расщепляется на этиловый спирт и углекислоту:

$$C_6H_{12}O_6 = 2C_2H_5OH + 2CO_2.$$

Таблица 3

Главные составные части молока и среднего кумыса (в %)

	Белок	Жир	Молочный сахар	Кислотность	Зола	Молочная кислота	Углекислота	Спирт	Удельный вес
Женское молоко . . .	2.1	3.5	6.5	5.5	0.29	—	—	—	1032
Коровье » . . .	3.4	3.8	4.7	17.0	0.70	—	—	—	1032
Кобылье » . . .	2.2	2.0	6.5	5.5	0.33	—	—	—	1034
Кумыс	2.2	1.7	3.26	100.0	0.31	0.9	0.16	1.0	1017

Если составные части молока от разных причин, как мы указали, часто меняются, то тем более это происходит в кумысе, напитке динамическом, в котором все время происходят изменения. Поэтому эти данные следует рассматривать как сугубо средние.

Значение для организма отдельных ингредиентов кумыса. Наличие в кумысе белков, в значительной своей части в расщепленном виде, доходящем даже до состояния аминокислот, делает его в высшей степени легко усвояемым продуктом. То же самое относится к жирам, благодаря особой их нежности и малой величине жировых шариков. Молочная кислота применяется внутрь, вместо соляной кислоты, там, где нужно воздействовать на секреторную функцию желудка. Она, так же как и соляная кислота, является сильным натуральным возбудителем отделения панкреатического сока. Углекислота, вводимая в напитках, тоже возбуждает отделение желудочного и панкреатического соков, способствует пищеварению и более быстрому всасыванию из кишечника воды, алкоголя и других веществ. Углекислота производит также возбуж-

дающее действие на дыхание и кровяное давление. Этиловый спирт, в небольших дозах, возбуждает аппетит, усиливает отделение желудочного сока и увеличивает всасывательную и двигательную способность желудка, а также усиливает отделение сока поджелудочной железы. Алкоголь в малых дозах вызывает также улучшение самочувствия и настроения и успокоение. Кроме того, алкоголь играет роль пищевого вещества, которое, благодаря легкому сгоранию, уменьшает в организме распад белков, жиров и углеводов.

Но все же судить о действии кумыса на организм мы должны по действию его в целом, а не по отдельным составным его частям, так как действие какого-либо ингредиента, взятого в отдельности, не всегда адэкватно его действию в комплексе. В этом мы можем убедиться на примере одного из ингредиентов кумыса — спирта. Брах (Brach) в течение нескольких дней выпивал по 8 бутылок кумыса с 3% алкоголем и при повторном исследовании мочи никогда не находил и следов алкоголя. Когда же он выпил перегнанного алкоголя из таких же 8 бутылок кумыса в количестве 150 г, то в течение 4 часов его моча все время содержала алкоголь[1]. Это говорит о том, что алкоголь кумыса сгорает в организме лучше и полнее, чем алкоголь, взятый сам по себе. Повидимому, спирт в химическом соединении с кумысом, т. е. с рядом других ингредиентов, имеет другие свойства, чем спирт, взятый в отдельности. Эти данные подкрепляют, между прочим, высказанные нами выше соображения о роли витамина С в кумысе в комплексе с другими ингредиентами его.

Исследование влияния кумыса на организм в целом указывает, что упомянутые свойства его отдельных ингредиентов не нивелируются в кумысе.

Особо нужно отметить значение молочно-кислых бактерий кумыса в отношении ферментативных свойств кишечника. Волкова-Рубель нашла заметное уменьшение индола и сероводорода в испражнениях при кумысолечении. Невраев и Киль определяли (экспедиция Института курортологии) процессы гниения и брожения в кишечнике при кумысолечении путем установления конечных продуктов этих процессов (аммиак и аминокислоты — при гниении; органические кислоты жирного ряда — при брожении) в кале и титрования в моче, как показателя интенсивности всасывания продуктов ферментации из кишечника, в конечном итоге выявляющего степень интоксикации. У большинства обследованных больных было отмечено уменьшение показателей ферментации, понижение процессов гниения и брожения в кишечнике под влиянием кумыса, что имеет безусловно

[1] См. П. А. Соломин, Об усвоении некоторых составных частей кумыса и об азотообмене при кумысолечении. Приложение к протоколу заседания Омского медиц. общества, № 6, п. 9, 1900—1901.

благоприятное значение, ибо эти моменты уменьшают аутоинтоксикацию.

Кроме того, установлена (Марков-Осоргин, работники Института курортологии) также бактерицидность кумыса в отношении *Bacterium coli commune* (кишечная палочка), которая принадлежит к условно патогенным микроорганизмам. При проникновении в желчный и мочевой пузыри, в почечные лоханки и почки кишечная палочка вызывает в них воспалительные процессы. При попадании в брюшную полость, особенно в смеси с другими кишечными бактериями, она является возбудителем гнойного перитонита. Кишечная палочка описана также как возбудитель сепсиса, нагноения поджелудочной, щитовидной железы и почти всех других органов и воспалительных процессов в дыхательных путях. Ей придают значение и как возбудителя энтеритов и колитов. По мнению И. И. Мечникова, кишечная палочка, наряду с другими образующими индол микробами, играет роль в происхождении склероза и явлений преждевременной старости. Как бактерицидность кумыса в отношении кишечной палочки, так и его задерживающее воздействие на процессы гниения и брожения объясняются наличием в нем большого количества молочной кислоты и молочно-кислых бактерий, которые являются более сильными и устойчивыми, чем кишечная палочка и гнилостные бактерии.

Выявлена также бактерицидность кумыса в отношении брюшнотифозной, паратифозной (А и В) и дизентерийной палочки (Бассенге, Марков-Осоргин).

Кумыс готовится обыкновенно из сырого кобыльего молока. Такова практика тысячелетий приготовления его у кочевников, и такова же практика его приготовления для лечебных целей в течение всего времени его применения. Ввиду очень незначительного распространения туберкулеза среди лошадей вероятность заражения им через молоко кобылиц весьма мала. Кишечная палочка в кобыльем молоке, правда, имеется, но мы только что указали, что в кумысе она нивелируется. Таким образом, из наиболее распространенных патогенных микроорганизмов — бациллы Коха и кишечная палочка в самой незначительной степени угрожают здоровью употребляющих кумыс; практически эта угроза сводится к нулю. (Мы видели выше, что и брюшно-тифозная, паратифозная и дизентерийная палочки, если бы таковые попали в кумыс, тоже нивелируются.)

С другой стороны, всякая термическая денатурация молока, не только кипячением, но и пастеризацией (как большой, так даже и малой), безусловно влияет на ингредиенты молока и, в частности, на трактуемый в настоящей работе витамин С. Во всяком случае, один из моментов, являющихся весьма ценными в применении ку-

мыса,— отсутствие термической денатурации. Мы не стали бы занимать здесь места объяснением правильности метода, применяемого при приготовлении кумыса, вытекающим, правда, отчасти и из этой работы, если бы не появилась статья: «Кумыс из кипяченого кобыльего молока» Я. Г. Райского в журнале «Вопросы питания» за 1935 г. в № 4. Автор указывает, что внешние и вкусовые свойства кумыса не меняются от того, что он готовится из кипяченого молока. Правда, автор ограничивается только этим одним выводом и не предлагает введения в практику этого способа изготовления кумыса. Но его могут начать вводить на основании статьи Я. Г. Райского и без его предложения, соблазнившись якобы его стерильным действием в отношении патогенных микроорганизмов. Поэтому я нашел нужным коснуться здесь этого вопроса и самым решительным образом предостеречь от этого, безусловно вредного для всего кумысного дела нововведения.

Содержание большого количества витамина С в кобыльем молоке и кумысе подсказывает использование их также, между прочим, в качестве антицынготных средств. По указанию проф. Б. А. Лаврова, антицынготная доза для человека (как терапевтическая, так и профилактическая) в 20 раз больше таковой у морской свинки. Поэтому достаточно употреблять ежедневно 80 $см^3$ кобыльего молока или 100 $см^3$ кумыса (легко указать больному — половина чайного стакана), чтобы предохранить человека, а также лечить его от цынги.

Считаю нужным указать на одно обстоятельство. В 1925 г. мне пришлось возглавлять научную экспедицию по изучению вопроса о вымирании и вырождении калмыцкого народа[1]. Степные калмыки питались тогда главным образом мясной и молочной пищей; растительных продуктов у них совсем не было. Меня тогда удивляло, как их организм довольствуется таким малым количеством витамина С, которое содержится в мясной и молочной (коровьей) пище. Однако теперь, после полученных мною в настоящей работе данных, ясно, что недостаток витамина С пополнялся ими кобыльим молоком и кумысом. Повидимому, в причине возникновения еще спокон веку употребления кумыса среди кочевников, не имевших растительной пищи, сыграли определенную роль, кроме экономико-культурных, и биологические причины, именно потребность в витамине С и естественное стремление пополнить его из того, что было под рукой.

Что же касается свинок, бывших на неавтоклавированном сене, то все они погибли от цынги. Отсюда совершенно ясно, что сено целинных степей не содержит в себе витамина С, достаточного для предотвращения цынги у морской свинки, даже при основном питании им (эти свинки получали только сено и овес).

[1] См. книгу «Калмыки», ГИЗ, 1928.

Мы хотели бы остановиться на методическом вопросе. В резолюции методической секции Всесоюзной конференции по витаминам, происходившей 5—9 июня 1934 г. в Ленинграде с участием представителей Академии Наук, по вопросу о методике определения витамина С говорится, между прочим, следующее: «Результаты опыта должны обязательно базироваться на данных патолого-анатомического исследования подопытных животных с применением гистологического исследования в необходимых случаях, так как суждение по одной кривой веса может привести к неправильной оценке результатов опыта».

Наши данные подтверждают положение в резолюции о недостаточности одной только кривой веса. Например, свинки № 7 и 9 на 2 см³ кумыса и № 4 и 6 на 3 см³ кумыса не дали, в общем, падения веса в течение требуемых для опыта 90—100 дней, а свинки № 1, 2 и 3 на 4 см³ кумыса дали даже значительный прирост в весе за это время, и тем не менее у всех у них оказалась в той или другой степени цынга. Но зато, с другой стороны, наши данные показали, что, помимо патолого-анатомических, необходимы и гистологические исследования. Как мы указали выше, несовпадения между патолого-анатомическими данными и гистологическими у нас были в небольшом числе из наших случаев, но все же они наблюдались у 6 из 33 свинок: у № 5, 2, 3, 18, 15 и 33. Особенно имеют значение № 3 на 4 см³ кумыса и № 15 на 3 см³ кобыльего молока, где патолого-анатомические данные указывали на отсутствие цынги, а гистологические показали наличие цынги I степени. Поэтому мы полагали бы, что ограничительные слова в резолюции «в необходимых случаях» должны быть изъяты, и гистологические исследования должны являться такими же обязательными, как и патолого-анатомические, тем более, что эти «необходимые случаи» не всегда поддаются определению, и без гистологического исследования может произойти неправильная оценка результатов.

Выявленные нами в этой работе данные о витамине С в кумысе и в кобыльем молоке должны породить теперь ряд работ, выясняющих наличие и количество витамина С в крови, моче и пр. при кумысолечении, влияние витамина С на течение туберкулеза и других заболеваний и на обмен веществ при кумысолечении, действие кобыльего молока на больных цынгой, на язвенную болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки и ряд других вопросов этого рода.

Выводы

1. Активность кумыса по витамину С определяется в 200—250 единиц, и кумыс, таким образом, занимает место среди самых высоких С-витаминоносителей.

2. Кефир и коровий кумыс стоят значительно и несравненно ниже по содержанию витамина С, чем кобылий кумыс.

3. Источником большого содержания витамина С в кумысе является исходный продукт — кобылье молоко.

4. Предел С-витаминности кобыльего молока определяется в 250—333 единицы.

5. Кобылье молоко больше насыщено витамином С, чем кумыс.

6. Молоко при переходе в кумыс не только не приобретает больше, но даже теряет часть своих С-витаминозных свойств.

7. Указания в таблицах Кенига, вошедшие даже во все руководства и учебники, что в кумысе имеется больше витамина С, чем в кобыльем молоке, не подтверждаются нашими данными.

8. Повидимому, указания в таблицах Кенига о том, что в кефире имеется больше витамина С, чем в коровьем молоке, и указания Штеппа, что в кислом молоке больше витамина С, чем в коровьем молоке, основаны, как и вопрос о кумысе и кобыльем молоке, на умозрительных представлениях, а не на экспериментальных данных.

9. Вскрытая здесь закономерность о некоторой инактивации витамина С при процессах брожения может служить основанием для изучения ряда вопросов, связанных с этими явлениями, например вопрос о силосе и пр.

10. Кумыс все же является более ценным (и в то же время лечебным) продуктом, чем кобылье молоко, благодаря наличию в нем таких исключительно полезных для организма продуктов, как молочная и угольная кислоты, спирт в небольшом количестве, молочнокислые бактерии и дрожжи, чего в кобыльем молоке нет. Большое же количество витамина С имеется и в кумысе, хотя и немного меньше, чем в кобыльем молоке. Все это вместе действует на организм синтетически.

11. Большое количество витамина С в кумысе, особенно в синтезе с другими высококачественными его ингредиентами, имеет громадное значение для организма как в профилактическом отношении, так и в лечебном, в частности при туберкулезе, где кумыс больше всего и применяется в настоящее время.

12. Можно также использовать кумыс, между прочим, и для профилактики и лечения цынги по 100 $см^3$ в день или заменить его для этой цели кобыльим молоком по 80 $см^3$ в день. Последнее следует попытаться употреблять также при острой язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки, а также для детей раннего возраста в тех случаях, когда им необходимо искусственное вскармливание.

13. Отсутствие у кочевых народов растительной пищи и наличие мясной и молочной с незначительным количеством витамина С компенсировалось, повидимому, употреблением ими в пищу кобыльего молока и кумыса.

14. Сено из целинных степей не содержит витамина С в достаточном для предотвращения цынги у морской свинки количестве даже при использовании его как основного корма.

15. Практикующееся приготовление кумыса из сырого кобыльего молока, не подвергшегося никакой термической денатурации (кипячение, пастеризация), следует считать единственно правильным и целесообразным.

16. В методике определения витамина С гистологические исследования должны являться обязательными наравне с патолого-анатомическими.

17. Настоящая работа должна вызвать ряд исследований по витамину С в организме при кумысолечении.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить благодарность проф. Б. А. Лаврову и его ассистентам за консультации, И. С. Дергачеву за помощь в гистологических исследованиях и Э. С. Цейтлин за определение трав.

Государственный центральный институт курортологии
(Москва) и Шафрановский кумысолечебный курорт
(Шафраново, БАССР).

P. J. BERLIN. VITAMIN C IN KOUMISS AND IN MARE'S MILK [1]

SUMMARY

The preparation of koumiss out of mare's milk and its consumption, not, it is true, as a remedy, but as a beverage, have, it seems, existed among nomade populations from times immemorial and are mentioned in the works of Herodotus, as well as in some of the ancient Russian chronicles. Foreign travellers—the Frenchman Willielmus de Rubriquis and the Venetian Marcus Paulus Venetus have also written about it. Data referring to the use of koumiss as a remedy appeared for the first time in 1784, in a report submitted to the Royal Medical Society of Edinburgh by a member of this society—the Scotch physician Dr. John Grieve who served in the Russian army. Since that time numerous works dealing with the curative properties of koumiss have appeared in print. The authors seem, however, to have concurred in the opinion that the ingredients which had been found to constitute koumiss and which, to all appearance, had produced such an admirable effect on the human organism, could not be held to be alone responsible for this effect, and that koumiss must probably contain some matter the presence of which could not be ascertained and which imparted to it the peculiar properties that it possessed.

In 1929 I expressed my conviction that koumiss must be saturated with vitamins which, together with the other component parts of this

[1] Report delivered on March 21, 1935, at the March Session of the Academy of Sciences of the USSR.

beverage, had that salutary effect on our organism that had been observed everywhere. The important part played in our system by the vitamins, and more especially by vitamin C, is so well known that there is no need to dwell upon it here. I shall content myself with pointing out that in cases of tuberculosis, for which koumiss is, at present, chiefly prescribed, the insufficiency of the crust of the renicapsules which, according to numerous authors, quoted by prof. L. Model and prof. V. Shtefko, in their reviews devoted to this question contributes to the metabolism of ascorbic acid (vitamin C), is of the greatest significance. In drawing up the patho-physiological syndrome of cases of tuberculosis (capillary toxicity, decrease of oxidation, adynamia) the influence of hypovitaminosis C, which can result from the interference of endogenous factors (insufficient activity of ascorbin acid), must be duly taken into consideration. Reduced resistance of the endothelium in cases of tuberculosis is to be attributed to hidden haemorrhagic diathesis caused by avitaminosis C.

Metabolism, and in particular the metabolism of carbohydrate in the human system, is likewise affected by vitamin C (Menshikov and others).

Until 1932 I was, for many reasons, unable to set to work on the problem of the vitamins. In 1932 I undertook, with the assistance of R. Rozin, a series of experiments with guinea-pigs, which proved that a dose of 10 cm^3 of koumiss per diem, secured guinea-pigs fed with food deficient in vitamin C from scurvy. In the following year (1933) it was experimentally ascertained by us that 5 cm^3 of koumiss produced the same effect. Experiments dealing with vitamin C in koumiss and in mare's milk had been conducted in 1930 and 1933 by Dr. E. Litvinova, but unfortunately, after such a defective method that they cannot be taken into consideration.

My experiments with R. Rozin were of the nature of preliminary work in this field, as we did not succeed in solving the main problem — namely in establishing the limit of vitamin C activity in koumiss and, consequently, the number of units of vitamin C contained in the latter. This basic question was solved by me in 1934, as set forth in the present work. I had, at the same time, set myself the task of finding out the cause of the presence of such amounts of vitamin C in koumiss. I, therefore, undertook further experiments with 38 guinea-pigs. Four groups, of three guinea-pigs each, were fed with koumiss made of mare's milk. The animals of these groups were, every day, given 1 cm^3 of koumiss in addition to the basic avitaminose C diet of Hesse and Unger (20 g of oats and 25 g of hay subjected to treatment in an autoclave during one hour at a temperature of 120° C). The animals of the second group got 2 cm^3 of koumiss + the same diet; the animals of the third group, 3 cm^3 of koumiss + the same diet; the animals of the fourth group, 4 cm^3 of koumiss + the same diet (we had ascertained

in the course of our previous experiments that a dose of 5 cm^3 of koumiss rendered guinea-pigs immune from scurvy). Four groups, of two guinea-pigs each, were given mare's milk in doses of 1, 2, 3 and 4 cm^3, respectively. Two groups, of two guinea-pigs each, were given 2 and 4 cm^3 of kefir respectively, while two other groups, of 2 animals each, got the same amounts of cow's milk respectively.

Two guinea-pigs were set aside as a control group and were given vitamin C deficient food, but no koumiss. Three guinea-pigs were fed with oats and with hay that had not been subjected to autoclave treatment.

Up to the 15th of June all the animals had been kept on the same diet of hay, beets and oats, and had, from the 3rd of June on, been weighed every day, their weights increasing normally. From the 15th of June on, they were given a diet free of vitamin C and continued to be weighed regularly every day (the curves of their weights are shown on the diagrams).

The post-mortem examination of the guinea-pigs was carried out by me in Shafranovo on the day of their death, in the height of the season, or after they had been narcotized by means of chloroform, at the end of the season, on the 5th of September. The experiment, counting from the day when basic diet was first given them, lasted 108 days. The inner organs of the guinea-pigs were subjected by me likewise to histological examination. I ascertained, by means of pathological and anatomical as well as histological examination, in each separate case, whether scurvy had set in, and, if it had, what degree it had attained (the results of this examination can be seen in the corresponding table).

As it would be impossible for me to discuss, in this brief summary, either the problems with which I was confronted, in connection with the «Koumiss Cure» in its new aspect, or the considerations which guided me, at times, in my work (for instance — why I found it necessary to resort to kefir, koumiss prepared from cow's milk and autoclave treated hay), or all the numerous conclusions I arrived at and the action on the human organism of the ingredients, beside vitamin C, contained in koumiss (which would have entailed a translation of the whole book). I shall pass straight to some of the conclusions which have forced themselves upon me:

I. The activity of mare's milk koumiss with respect to vitamin C amounts to 200—250 units, which places this beverage among the most powerful vitamin carriers.

II. Both kefir and cow's milk koumiss stand on a much lower level, with respect to their vitamin C content, than mare's milk koumiss.

III. The cause of the rich vitamin C content of koumiss is to be found in its initial source, namely in mare's milk.

IV. The limits of C vitaminosity in mare's milk are 250—333 units.

V. Mare's milk is more saturated with vitamin C than the koumiss that is made out of it.

VI. Milk, when it is converted into koumiss does not acquire any additional, but, on the contrary, forfeits part of its vitamin C carrying properties.

VII. The statements in Koenig's, tables which are to be found in all our manuals, to the effect that koumiss contains greater amounts of vitamin C than mare's milk have not been confirmed by our findings.

VIII. It would seam that both Koenig's assertion that kefir contains greater amounts of vitamin C than cow's milk, and Stepp's declaration that sour milk is richer in vitamin C than sweet cow's milk, are based, as is also their view on koumiss v. mare's milk, on purely theoretical hypotheses and not on data obtained by means of laboratory research.

IX. The law which has found its expression in this work, and according to which a certain activation is imparted to vitamin C in the process of fermentation, can be of great service in the study of a number of problems connected with this phenomenon, for instance in the preparation of ensilage, etc..'

X. Koumiss, in its capacity of medicament, is, nevertheless, a «more valuable product» than mare's milk, in that it contains such exceptionally salutary substances as lactic acid, carbonic acid, alcohol in small quantities, lactobacilli, and yeast — substance which are not contained in mare's milk. The amount of vitamin C contained in koumiss, though less than that found in mare's milk, is still considerable. This quantity, combined with the above mentioned ingredients, acts synthetically on the human organism.

XI. The great amount of vitamin C contained in koumiss, especially in conjunction with the other highly valuable substances, is of vital importance for the organism, both as a prophylactic and as a remedy, especially in cases of tuberculosis in which it is now chiefly used.

XII. Koumiss may also be resorted to when treating scurvy, administering it in doses of 100 cm^3 per diem. It can also be replaced, for the same purpose, by doses of 80 cm^3 of mare's milk per diem. Experiments with mare's milk ought also to be undertaken in acute cases of ulcer of stomack or of the duodenal ulcer. The use of mare's milk, as a substitute for human milk, in cases when infants are deprived of the latter, deserves likewise serious attention.

XIII. The absolute lack of vegetable food and the insufficient quantities of vitamin C in milk and meat in the diet of nomadic populations appears to have been amply compensated for by the consumption of mare's milk and koumiss.

XIV. Hay gathered in the virgin steppes, even when used as basic

food, does not contain vitamin C in sufficient quantities to secure guinea-pigs from scurvy.

XV. The preparation of koumiss out of raw mare's milk which has not been subjected to any kind of thermal treatment (boiling, pasteurisation) must be regarded as the only rational and correct method.

XVI. In determining the action of vitamin C, it is imperative that histological examination should go hand in hand with pathological examination.

XVII. The present work is designed to promote further research work relating to vitamin C in the human organism in connection with the «Koumiss Cure».

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

Г. Ю. ВЕРЕЩАГИН

РАБОТА ЛИМНОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ АКАДЕМИИ НАУК СССР НА БАЙКАЛЕ

В основу работ Станции положено комплексное направление озероведения, при котором освещаются процессы и явления, протекающие в водоемах озерного типа, в их взаимодействии с окружающей средой и изменениями во времени.

Станция работает над разрешением следующих четырех проблем:

1. Происхождение и история Байкала.
2. Специфические озерные процессы.
3. Взаимодействие водных масс озера с окружающей средой.
4. Лимнологические прогнозы.

В работе приводятся основные результаты по каждой из этих проблем и указывается тесная связь многих из входящих в эти проблемы тем с актуальными народнохозяйственными запросами, предъявляемыми к изучению природы Байкала.

Байкальская лимнологическая станция Академии Наук СССР организована в 1928 г. для всестороннего изучения Байкала. Выполняя эту основную свою задачу, Станция, на ее основе, разрабатывает ряд теоретических проблем лимнологии.

При этом БЛС принято то из современных течений лимнологии, которое, рассматривая водоем, как целое, ставит перед собой задачу изучения процессов и явлений, протекающих в озерах, в их взаимодействии между собой, с окружающей водоем средой (атмосферой, дном, берегами, притоками и стоком), и их изменений во времени.

Лимнология в этом понимании является такой же комплексной наукой, как и почвоведение. Одна имеет объектом и изучает почву, другая — воды замедленного водообмена поверхности суши (озера),— и обе являются отнюдь не комплексом дисциплин, а комплексными дисциплинами, не укладывающимися ни в одну из основных наук (физика, химия, биология и т. д.).

Комплексное направление лимнологии, в отличие от ее направлений биологического и стокового, с нашей точки зрения является не только наиболее правильным с методологической стороны, как рассматривающее все процессы и явления в их взаимосвязи с окружающим и весь водоем как целое, но и отвечает комплексным запросам народного хозяйства, связанным с водоемами озерного типа.

При развертывании лимнологических работ на Байкале нам особенно приходится убеждаться в правильности принятого нами направления работ.

Известно, что Байкал является совершенно исключительным озером, не только потому, что это — глубочайшее в мире озеро, по объему своих водных масс уступающее лишь Каспийскому морю, но что это — и один из древнейших внутренних водоемов, представляющих, в силу всего этого, ряд исключительных особенностей природы мирового интереса.

С Байкалом связаны, кроме того, крупнейшие народнохозяйственные проблемы союзного значения: энергетическая — в проблеме Ангарстроя, водотранспортная — в сквозном водном пути из р. Селенги в Ангару и вдоль всего Байкала в связи с проведением Байкало-Амурской магистрали; наконец, краевого — проблема рыбохозяйственного освоения Байкала. Я не говорю здесь о других крупных проблемах, связанных с изучением Прибайкалья (нефтеносность, полезные ископаемые и др.).

Все эти крупные хозяйственные проблемы вплотную прикасаются к ряду особенностей природы Байкала, еще недостаточно исследованных, и мы считаем себя обязанными направить деятельность Станции в том направлении, которое ответило бы на большинство как теоретических вопросов, так и народнохозяйственных запросов, связанных с Байкалом, тем более, что БЛС является единственным научно-исследовательским учреждениям, которое может на месте заниматься большинством этих вопросов.

При выборе тематики БЛС мы руководились тремя моментами: наиболее актуальные темы теоретической лимнологии, нами разрабатываемые, аппробированы большинством лимнологов на Первом лимнологическом совещании, созванном, по инициативе нашей Станции, в 1934 г. в Академии Наук. Среди этих тем особое внимание обращено нами на те из них, которые являются специфическими для Байкала. Сюда относятся темы, связанные с изучением глубинных вод Байкала, как глубочайшего в мире озера, и, далее, группа тем, связанных с выяснением происхождения и истории Байкала как одного из древнейших внутренних водоемов.

Вторым моментом, определяющим выбор тематики БЛС, является актуальность тем для народного хозяйства. Мы руководились при этом в течение последних трех лет резолюцией конференции Академии Наук по изучению производительных сил Бурято-Монгольской АССР по разделу водного хозяйства. Мы можем при этом с гордостью сказать, что к настоящему времени мы выполнили все относящиеся к нашей деятельности пункты этой резолюции.

Наконец, с весны 1936 г. перед всеми учреждениями Академии Наук встал вопрос об их участии в разработке основных народнохо-

зяйственных проблем, выдвинутых в докладе акад. Г. М. Кржижановского. Оставаясь в рамках своей специальности — в комплексном направлении лимнологии — по одной из этих проблем: электроэнергетической,— мы работаем уже с 1930 г., вплотную участвуя в разрешении вопросов, связанных с проектом Ангарстроя. Тесный контакт с работами Бюро Гидроэлектропроекта Ангары, разрабатывавшего этот проект, выразился в проработке для проекта следующих вопросов: термическое влияние Байкала на Ангару; выявление термических периодов Ангары на участке от Байкала до Иркутска в связи с вопросом об образовании на ней донного льда; вопрос о проникновении в Ангару сейш Байкала, постановка наблюдений над нагонно-сгонными явлениями на Байкале и, особенно, в истоке Ангары, наблюдения над испарением с поверхности Байкала. Наконец, был проработан прогноз термического и ледового режима в будущем водохранилище выше плотины у Большой Разводной на Ангаре, прогноз зимней термики водохранилища на Иркуте, а также последствия поднятия уровня Байкала на 2 м и влияния этого поднятия на рыбное хозяйство Байкала. Все эти материалы вошли в состав проекта Ангарстроя, одобренного ныне Госпланом СССР.

Для нас самих было неожиданным узнать, что произведенное нами в 1930 г. комплексное изучение Гусинского озера, как пишет нам главный инженер строительства Гусиноозерского комбината, «серьезно повлияло на положительное решение о строительстве Гусиноозерского комбината как химического предприятия». В связи с развертывающимися работами по строительству Гусиноозерского комбината по подземной газификации углей, строительством нам направлена просьба взять на себя изучение строения озерных отложений этого озера и изучение его химического баланса.

Оба вопроса, не выходя из рамок лимнологических исследований, в то же время связывают нас со второй основной народнохозяйственной проблемой — газификацией углей, над которой работает сейчас Академия Наук в целом.

С вопросами водного транспорта БЛС связана через проектное бюро водного транспорта, для которого мы осветили вопрос о ветровом режиме Байкала в смысле длительности ветров различной силы и направлений, непрерывности ветров и их распределения по Байкалу. Далее, впервые для Байкала производится изучение волнения и выясняются вопросы динамики берега.

Для строительства капитальных сооружений на Байкале, по просьбе специального проектного бюро, были поставлены работы по подробному изучению ледяного покрова Байкала: его структуры, химизма, термики и прочности.

В связи с проблемой нефтеносности Прибайкалья, Лимнологической станцией, в контакте с трестом «Востокнефть» и Нефтяным

геолого-разведочным институтом, произведено не только подробное изучение рельефа дна в Южном Байкале, но она участвует и в обработке колонок из буровых скважин, закладываемых при нефтеразведках на Байкале, а также в обработке фауны третичных отложений Прибайкалья.

В связи с запросами рыбного хозяйства, БЛС провела, по просьбе Главного управления рыбной промышленности, специальную экспедицию для выяснения возможности организации промыслового лова бычков, работает над вопросом продуктивности дна и планктона, а также над биологией и паразитами промысловых рыб Байкала.

Кроме того, Станция выяснила ряд вопросов, связанных с разрушением берегов возле Кругобайкальской ж. д., по просьбе ряда организаций, занятых ее реконструкцией.

Вся тематика Станции группируется вокруг четырех основных теоретических проблем, которые позволяют включить в нее все указанные выше темы актуального народнохозяйственного значения. Эти проблемы следующие: 1) происхождение и история Байкала; 2) специфические озерные процессы; 3) взаимодействие водных масс с окружающей их средой; 4) лимнологические прогнозы.

Вся тематика, выполняемая на целевые средства, получаемые от ряда организаций, полностью укладывается в основную проблематику БЛС, помогая лишь развернуть ее тематику в масштабах, недоступных для скудных госбюджетных ассигнований.

Ни в один год своей работы БЛС не опиралась в ней лишь на свой госбюджетный штат. Очень многие специалисты обрабатывали большие материалы Станции без всякого гонорара (Гаевская, Мейер, Хейсин, Кожов, Первухин и др.). Ряд работников участвовал в наших экспедициях, не получая суточных, а иногда и вообще никакой зарплаты. Только благодаря широкому привлечению к работам на Байкале специалистов, глубоко заинтересованных в его изучении, удалось осуществить эти исследования достаточно комплексно и обработать значительную часть собранных материалов.

БЛС широко использует также привлечение специалистов на договорных началах, а также совместную работу с академическими и внеакадемическими институтами. В 1937 г., например, производится совместная работа с Институтом географии и Дальневосточным филиалом Академии Наук, Биолого-географическим институтом в Иркутске, Восточносибирским управлением гидро-метеослужбы, Пермским университетом и др. Результаты работ БЛС опубликованы в 170 отдельных трудах, лишь часть которых вошла в 8 томов ее трудов. По подсчетам П. Домрачева, литература о Байкале за период 1918—1932 гг. составляет около 8% всей литературы об озерах, опубликованной в СССР, и уступает лишь количеству литературы о Каспии. Работа

Станции охватывает все районы Байкала, а также некоторые районы Прибайкалья.

Мы не имеем возможности, хотя бы в самом кратком изложении, коснуться всех результатов работ Станции, а потому ограничимся лишь сведениями о некоторых типичных для тематики Станции работах.

Прежде всего, мы коснемся вопроса о карте Байкала. В результате многолетней работы нами дана новая карта глубин Байкала, которая сильно меняет прежнее представление о рельефе его дна. Открытый нами и названный «Академическим» подводный хребет, вкось пересекающий Байкал, наряду с рядом иных особенностей рельефа, позволяет изменить наше представление о характере процессов, образовавших котловину Байкала. Вспомогательными работами к новой карте Байкала явилось специальное определение погрешностей картографической основы, имеющейся в настоящее время (Цуриков), и выяснение правильности названий, связанных с Байкалом,— топонимика Байкала (Матренинская). В связи с историей карты Байкала, Станцией было организовано, совместно с Архивом Академии Наук, выяснение всех хранящихся в Архиве старых картографических материалов. При этой, еще не вполне законченной работе были обнаружены нигде не опубликованные карты Байкала, составленные Мессершмидтом (1719—1727), подробное описание берегов Байкала («экстракт»), сделанный Пушкаревым при съемке Байкала в 1772—1773 гг., и ряд иных ценных материалов.

Большая и сложная проблема происхождения и истории Байкала затрагивалась Станцией как со стороны происхождения и истории его котловины, так и загадочной фауны и флоры Байкала.

На основании особенностей морфологии берегов Байкала нами установлено наличие районов с явными признаками современного опускания берегов и других районов с признаками их поднятия. Распределение этих районов по берегам Байкала привело нас к выводу о продолжающемся в настоящее время процессе образования глубинных впадин Байкала.

Специальное рассмотрение глубоководной фауны Байкала заставило сделать вывод (Г. Верещагин) о геологически недавнем времени образования больших глубин Байкала. Еще в 1928 г. нами были обнаружены на северо-восточных берегах Байкала (район Томпы) выходы размываемых его водами конечных морен. Минувшим летом, при совместных работах с Институтом географии Академии Наук, выходы конечных морен к самым берегам Северного Байкала как в ряде мест восточного, так и западного берега можно считать доказанными, что отражается на ряде особенностей современной природы Северного Байкала. Законченный нами (Г. Мартинсон) зоологический анализ образцов глубокого бурения, проведенного до 1457 м трестом «Во-

стокнефть» в районе Посольска и прошедшего, по данным геологов, не только все четвертичные, но, быть может, и третичные отложения, показал, что остатки эндемичных байкальских губок встречены до глубины 1300 м, что является первым фактическим доказательством древности существования Байкала с его эндемичной фауной. В сложном вопросе о происхождении и истории байкальской фауны и флоры мы должны были, прежде всего, выяснить состав этой фауны и флоры. На это пошли, главным образом, первые годы наших работ, в результате чего общее количество известных к началу наших работ на Байкале 725 организмов возросло до свыше 1 800, известных в настоящее время. Что же касается самого происхождения и истории фауны и флоры Байкала, то здесь мы работаем в следующих направлениях.

Выяснение корней эндемичной фауны и флоры — ее генетических элементов. Для разрешения этого вопроса мы идем параллельно несколькими методами: биогеографическим сравнительно-морфологическим и определением кровного родства путем применения методов иммунных реакций. Все методы приводят нас к аналогичным выводам о существовании трех генетически различных элементов байкальской эндемичной фауны и флоры: 1) древний пресноводный элемент, как остаток третичной, некогда широко распространенной фауны и флоры; 2) древний морской элемент, имеющий наиболее родственные организмы в современных морях и Каспии. Время и пути проникновения этого элемента в Байкал еще не ясны; 3) новейший морской элемент, проникший в Байкал из северных морей уже в четвертичное время. Из пресноводного элемента характерно определение кровного родства для *Cottus kneri*, обнаруживающего весьма близкое родство к обычному пресноводному *Cottus gabio*.

Древний морской элемент, являющийся аналогом фауны Каспия, имеет с ней определенное родство, которое обнаруживается при помощи иммунных реакций для губок семейства *Lubomirskiidae*.

Из гаммарид Байкала с каспийскими формами имеет (по Базикаловой) родство группа *Echinogammarus*, с примыкающим родом *Abyssogammarus* с каспийскими *Pontogammarus* и *Dickerogammarus*, и группа *Acanthogammarus*, с примыкающими к нему родами *Brachiuropus* и *Carinurus*, *Axelboeckia* и *Spinacanthus* с каспийскими *Boeckia* и *Amathilina*.

Вторая группа вопросов затрагивает те изменения, которые произошли с древней фауной и флорой Байкала (корнями) в течение длительного пребывания в самом Байкале. Тут мы изучаем следующие процессы:

а) Вымирание отдельных составных частей фауны и флоры Байкала, живших в нем ранее. В третичных отложениях Прибайкалья встречены формы, сохранившиеся до настоящего времени без изме-

нения (губки) или мало изменившиеся (*Baicalia*), но наряду с ними и ряд форм, которые до нашего времени не сохранились; таковы из моллюсков род *Corbula*, фораминифера и ряд диатомовых.

b) Внедрение в древний биологический комплекс населения более поздних элементов из окружающих Байкал пресноводных водоемов, которое особенно ясно на примере внедрения современного сибирского комплекса пресноводной фауны и флоры в Байкал, происходящее на наших глазах.

c) Расщепление древних корней байкальской фауны и флоры в самом Байкале за время пребывания в этом водоеме. Такое расщепление прослежено (Д. Талиев) в настоящее время как методом сравнительно-морфологическим, так и определением кровного родства для рыб, моллюсков и гаммарид, причем оно идет по пути приспособления древних корней данной группы в Байкале к пелагическому, глубоководному и мелководному образу жизни. Так, *Batrachocottus baicalensis* является основной формой, от которой развились по линии приспособления и пелагиали род *Cottocomephorus* и, далее от них, в сторону еще большей специализации — *Comephoridae*, а в сторону донного образа жизни — *Limnocottus*, *Abyssocottus*, *Cotinella* и *Asprocottus*.

Ни один из указанных вопросов не является в настоящее время вполне разрешенным, но нам вполне ясны те пути, работа по которым может дать разрешение истории развития фауны и флоры Байкала.

В проблеме изучения специфических озерных процессов я коснусь работ по исследованию глубинных вод Байкала.

Для Байкала, впервые в литературе для пресных вод, нами подробно изучены особенности вертикального распределения гидрологических факторов до глубины 1 600 м и прослежены сезонные изменения этого распределения в течение шести лет до глубины 1 400 м. Нами было выяснено (Г. Верещагин) влияние, которое имеет гидростатическое давление на вертикальное распределение температур вследствие смещения температуры наибольшей плотности воды и изменения его молекулярного строения. Отношение наблюденных температур на глубинах к температурам наибольшей плотности воды на данной глубине позволило различать в Байкале две основные глубинные зоны: верхнюю альтернирующую — до глубины 200—250 м, в которой в течение года температуры бывают то выше, то ниже температур наибольшей плотности воды, и нижнюю — глубже 200—250 м, перенниирующую, в которой температура в течение круглого года выше температур наибольшей плотности воды. Соотношения эти определяют своеобразные особенности вертикального распределения динамики водных масс на Байкале и в глубоких озерах вообще. Подробное изучение химизма водных масс до глубины 1600 м и сезон-

ного его изменения до 1 400 м позволило выяснить зависимость химизма от динамики водных масс и других факторов. Изучение плотностей перегнанной воды с различных глубин Байкала до 1 650 м позволило БЛС, совместно с ВИМС, показать, что наблюдается неравномерное увеличение этих плотностей с глубиной, доходящее до 56 единиц седьмого знака. И. Д. Менделеев склонялся к объяснению аномальной плотности глубинных вод Байкала повышением в них содержания молекул с изотопами кислорода, а анализ кривой распределения плотностей привел В. В. Шулейкина к выводу о нахождении источника обогащения воды тяжелыми частицами на дне Байкала.

Станцией произведено изучение глубоководного планктона до глубины 1 400 м (Б. Гарбер), показывающее, что некоторые организмы, вроде рачка *Macrochectopus branickii*, встречаются приблизительно в одинаковых количествах во всех слоях воды, тогда как другие (*Epishura baicalensis*) встречаются на глубине свыше 700 м лишь в единичных экземплярах и, повидимому, являются особой глубоководной расой, а третьи (*Rotatoria*) на глубинах свыше 500 м не встречаются вовсе. Пользуюсь случаем подчеркнуть, что Байкал является исключительно удобным, а для пресных вод и единственным объектом для изучения глубинных вод. Глубины свыше 1 400 м находится на расстоянии всего 2—5 км от Станции, причем в 1937 г. мы соорудили на льду переносную лабораторию, в которой можно в удобных условиях проводить все работы на глубинах.

Ведь глубинные воды являются совершенно отличной от поверхностных вод средой, в которой многие процессы, в том числе и биологические, должны протекать иначе, чем в верхних слоях. В этом направлении изучения глубинных вод предстоит еще много сделать при совместной работе Станции с рядом институтов Академии.

Из проблемы изучения взаимодействия Байкала с окружающей средой, по разделу взаимодействия с атмосферой, мы коснемся вопроса о наших работах по изучению ледяного покрова. Пресноводному ледяному покрову, а особенно озерному, в литературе уделялось очень мало внимания, а потому многие вопросы пришлось освещать заново. В течение трех последних зим нами были поставлены специальные исследования (Н. Бородай) над структурой, термикой, химизмом и прочностью ледяного покрова Байкала, наблюдения над особенностями ледостава и вскрытия путем распространения массовых анкет, а также над образованием трещин, торосов, нажимов, сукуев и прочих явлений. Из всех этих вопросов, изложенных в специальных рукописях, которые составят отдельный сборник, намеченный к изданию, я сообщу лишь о некоторых интересных фактах.

Прежде всего, для ряда районов Байкала, динамика водных масс которых носит замкнутый характер (Малое море, Селенгинское мелководье, северо-западный район), перед ледоставом наблюдается ин-

тенсивное образование донного льда. Что же касается Южного Байкала, в котором до самого ледостава обеспечен хороший водообмен с глубокими слоями воды, то здесь донный лед не образуется. Массовые наблюдения над температурой ледяного покрова в разных условиях, путем вмороженных в лед термопар, позволили подробно проследить ход изменения температур в различных слоях льда под влиянием температуры воздуха, инсоляции, толщины снегового покрова и т. д. Прослежены суточный ход температур ледяного покрова и его изменения. Испытания прочности ледяного покрова на излом показали, что прочность эта наибольшая на глубине около $^2/_3$ толщины ледяного покрова, причем наибольшая величина прочности наблюдалась 77.7 кг/см^2. Для кристально-прозрачного льда прочность постепенно падает к весне и достигает ничтожных величин еще при наличии ненарушенного покрова. Совершенно иначе меняется прочность зернистого типа ледяного покрова. Хотя абсолютная его прочность и не превышает 30 кг/см^2, но зато почти до самого вскрытия она сохраняет значительные величины, и еще 4 мая 1935 г. нами наблюдалась прочность этого ледяного покрова, равная 71% максимальной, т. е. 20.9 кг/см^2. В настоящее время начаты работы по выяснению гидрологической роли ледяного покрова — его влияния на термику и химизм последнего слоя, для чего сконструирована специальная аппаратура.

Большим разделом работ Станции является вопрос взаимодействия водных масс Байкала с водами вытекающей из него Ангары, на примере которого мы изучаем (Г. Верещагин) почти незатронутый в литературе вопрос о взаимодействии водных масс озера с вытекающей из него рекой. Четырехлетними наблюдениями как в примыкающей к истоку Ангары части Байкала, так и на пяти профилях на самой Ангаре от Байкала до Иркутска удалось собрать большой материал, который позволил установить ряд закономерностей взаимодействия Байкала и Ангары в отношении термики, химизма и уровней. Установлено, что глубина, с которой происходит втягивание вод Байкала в Ангару, значительно изменяется в зависимости от трех факторов: силы и направления ветра в истоке Ангары, термического состояния Байкала и скорости течения на пороге стока. В зависимости же от глубины втягивания находится и температура вод, поступающих в Ангару. Закономерности изменения, которые не имеют ничего общего с изменением вод поверхностного слоя. Далее, подробно рассмотрен вопрос об изменениях температур водных масс Ангары по мере их удаления от Байкала. Выяснено влияние температуры воздуха, инсоляции, перемешивания водных масс на профиле реки и добегание водных масс в разное время, вышедших из Байкала. На основании всех этих материалов установлено шесть термических периодов Ангары в году. Регулярные наблюдения над образованием дон-

ного льда позволили связать это явление на Ангаре с определенными условиями. Впервые в литературе было наблюдено и изучено проникновение озерных сейш в реки, причем прослежено затухание этих сейш в Ангаре. Разработана (Т. Кравец) математическая теория этого затухания. В настоящее время начата работа по изучению температур водных масс, втягиваемых из Байкала в Ангару путем применения специально выписанного для этой цели из-за границы фернтермографа. Начато специальное изучение течений в районе истока Ангары разными методами.

Сказанным далеко не исчерпываются разрабатываемые БЛС вопросы, но из приведенных примеров виден тип наших работ и пути, по которым мы предполагаем итти в дальнейшей их проработке.

Особое внимание обращается нами при составлении ежегодного плана работ на равномерный охват исследования различных сезонов.

Дальнейшее развитие работ Станции должно итти в сторону углубления и расширения тем, освещающих ее проблематику. Далее, необходима организация филиалов Станции или ее наблюдательных постов в различных типичных и актуальных районах Байкала, в первую очередь на севере Байкала — в Козлоке, а также в Усть-Баргузине и Мысовой.

Наконец, необходимо распространение работ Станции с Байкала на иные водоемы, так как разрешение многих теоретических вопросов лимнологии требует сравнительных наблюдений на различных по своему типу озерах.

Необходимо установить тесную связь работ Станции с исследованиями озер, проводимыми филиалами и базами Академии Наук, а также исследованиями, проводимыми комплексными экспедициями Академии.

Совет Отделения математических и естественных наук Академии, ознакомившись с работами Станции 16 ноября 1936 г., постановил: «Считать необходимым поддержать и развить то комплексное лимнологическое направление работ, которое принято на станции». Для того, однако, чтобы работы Станции могли нормально развиваться, необходимо создание на ней нормальной обстановки научной работы.

До сих пор, вследствие отсутствия специально оборудованного лабораторного здания, постройка которого откладывается в течение четырех лет, все работы происходят во временно приспособленном для лаборатории здании. Научным сотрудникам, проводящим на Байкале не менее 7 месяцев в году, приходится жить в самых суровых условиях, не располагая даже постоянными отдельными комнатами, и т. п.

Работа на Байкале в этой обстановке поддерживается, главным образом, тем энтузиазмом, которым полны исследователи Байкала, и твердой их уверенностью в том, что в ближайшем же времени поло-

жение лимнологии в Академии Наук в целом и, в частности, исследования Байкала займут в ней то место, которое они должны занимать по своему теоретическому и народнохозяйственному значению.

Байкальская лимнологическая станция.
Академия Наук СССР.

Поступило
15.II.1937.

G. VEREŠČAGIN. DIE ARBEIT DER LIMNOLOGISCHEN STATION DER AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN DER UdSSR AM BAIKALSEE

ZUSAMMENFASSUNG

Bei der allseitigen Erforschung des Baikalsees und der Arbeiten auf dem Gebiete der theoretischen Seenkunde wurden die Arbeiten der Station zur Lösung folgender Probleme gerichtet: 1) Entstehung und Geschichte des Baikalsees, 2) Spezifische Seenprozesse, 3) Zusammenwirkung der Wassermassen des Sees mit der Umgebung, 4) Limnologische Prognosen. In der vorliegenden Arbeit werden die wichtigsten Ergebnisse kurz angegeben.

ИЗВЕСТИЯ АКАДЕМИИ НАУК СССР. 1937
BULLETIN DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE L'URSS

Classe des sciences mathématiques et naturelles

Отделение математических и естественных наук

М. Х. ЧАЙЛАХЯН

«РАССУЖДЕНИЯ» И ФАКТЫ ПО ПОВОДУ ГОРМОНАЛЬНОЙ ТЕОРИИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

(*Представлено академиком* А. А. Рихтером)

Статья представляет собой ответ на статью Б. С. Мошкова «Цветение растений короткого дня в условиях непрерывного освещения в результате прививки», помещенную в № 21 «Соц. растениеводство» за 1937 г. Приведен фактический материал, показывающий неправильность утверждений Мошкова о том, что опыты автора, приведенные в его ранее опубликованных работах, не новы, а выводы из этих опытов ему не принадлежат. Показано, что к установлению того, что фотопериодическая реакция воспринимается листьями растений, а не точками роста, автор и Мошков пришли самостоятельно и независимо друг от друга. Что же касается представлений о гормоне цветения и гормональной природе процессов развития растений, то в такой форме, как они даны в работах автора, они целиком построены на его опытах и исследованиях.

В основе фотопериодизма растений, установленного Гарнером и Аллардом ([21, 22]), лежат процессы, связанные с наступлением цветения и плодоношения растений. Для выяснения их необходимо было изучение общего механизма фотопериодической реакции, которое и проводилось нами в Институте физиологии растений Академии Наук СССР, начиная с 1932 г. В результате этой работы возникло представление о гормональной природе процессов полового развития растений и о гормоне цветения как регуляторе этих процессов.

Полное изложение как самих опытов, проведенных в течение 1932—1936 гг., так и вытекающих из них теоретических положений доложено нами на научной конференции Института физиологии растений АН 9 декабря 1936 г. и подготовлено к печати.

Но некоторые факты и выводы опубликованы нами в ряде статей в 1933, 1934, 1935, 1936 и 1937 гг. ([9, 10, 11, 12, 13, 14, 15]).

В трех статьях 1936 г. ([12, 13, 14]) было дано и развито представление о гормональной природе процессов развития растений и приведены факты к обоснованию этого представления.

В том же 1936 г. Амстердамской Академией Наук была опубликована краткая статья Кюпер и Вирсум [Kujper u. Wiersum ([28])] на тему: «Наличие и транспорт вещества, вызывающего цветение

у глицинии (*Glycine Max.* L.)», где путем прививки цветущего и нецветущего отрезков растений устанавливается влияние цветущего компонента на нецветущий.

Известно, что еще в 90-х годах прошлого столетия гипотеза о цветообразующих веществах была высказана Саксом ([30, 31]), но приведенные им факты были опровергнуты рядом исследователей [Лёв ([29]); Фишер ([20]); Клебс ([24, 25, 26])]. Хотя общее признание получила теория Клебса о необходимости для цветения растений определенного накопления углеводов (сахаров) и определенной величины их отношения к минеральным (азотистым) соединениям, но многие исследователи, в особенности за последнее время, возвращались к мысли о цветообразующих веществах. Это хорошо характеризует в своей недавней работе Бойсен-Иенсен ([17]): «Начиная с Сакса, многократно принимали, что гормоны, «цветообразующие вещества», должны участвовать в образовании цветов; однако до сих пор не удавалось доказать наличие подобных веществ».

Понятно, что получение таких доказательств поставило перед нами необходимость их своевременного опубликования.

В том же 1936 г. опубликованы две статьи Мошкова ([4, 5]) из отдела физиологии растений Всесоюзного института растениеводства, в которых представлены опыты по выяснению роли листьев при фотопериодической реакции растений и сделан вывод о том, что фотопериодическая реакция воспринимается листьями. Материал, подтверждающий этот факт, приводится и в краткой статье Псарева ([8]) об опытах с соей.

В только что появившейся статье Мошкова ([6]) опубликован опыт с прививками табака сорта «Мариландский Мамонт», не цветущего на широте г. Сухуми, к другому цветущему сорту табака «Самсун». Одновременно в этой же статье дана критика наших ранее опубликованных опытов с прививками периллы, подсолнечника и топинамбура.

О характере «критики» Мошкова можно судить по следующим выражениям, приведенным в разных частях его статьи.

I. «К аналогичным выводам о значении листьев в фотопериодизме, ознакомившись с нашими первыми работами[1], пришли Чайлахян, проведя опыт на хризантеме (1936а), и Псарев, работая с соей (1936)» (стр. 145).

II. «Поэтому совершенно не убедителен фактический материал последней работы Чайлахяна (1936 b.), выпущенной им под названием «Новые факты к обоснованию гормональной теории развития растений». В этой работе названный автор, взяв наши взгляды на роль листьев в прививках двух различных по своей

[1] В цитатах, приводимых ниже, разрядка наша.—М. Ч.

фотопериодической реакции видов, выводит их из совершенно неубедительных и к тому же старых фактов» (стр. 151). «Ведь еще в конце прошлого столетия прививкой земляной груши на подсолнечник занимались такие ученые, как Фёхтинг (Vöchting, 1894) и Даниэль (Daniel, 1894), работы которых физиологу, да еще берущемуся за такую тему, нельзя не знать» (стр. 152).

III. «Опуская все подробности о состоянии этих прививок, автор (т. е. Чайлахян) довольствуется указанием, что цвел топинамбур только на подсолнечнике. Отсюда вывод о переходе в привой — топинамбур из листьев подвоя — подсолнечника цветообразующего вещества — гормона-флоригена. О том, что такое вещество листьями растений вырабатывается, мы уже писали. С названием для него согласиться можно, но факты Чайлахяна здесь совершенно не при чем» (стр. 151).

IV. «Кончая разбор сообщения Чайлахяна, констатируем: положения, из которых исходил Чайлахян, делая свои выводы, и сами конечные выводы правильны, но они, он должен сознаться, принадлежат не ему и из его работ не следуют. Результаты прививок, сделанных им и спешно опубликованных, не дают ему права утверждать то, что он утверждает как открытие, идущее из его опытов» (стр. 154).

Эти цитаты показывают, какова основная задача «критики» Мошковым наших работ. Задача эта — показать, что наши работы собственно принадлежат ему, Мошкову: наш фактический материал или не нов, или является повторением того, что сделано Мошковым; наши положения и выводы нам не принадлежат, это — положения и выводы Мошкова.

Для того чтобы установить действительное положение вещей, обратимся к фактам.

Опубликование результатов наших работ и работ Мошкова происходило в таком порядке:

1. Наша работа ([12]) «О механизме фотопериодической реакции» представлена к печати 15 ноября 1935 г., подписана к печати 25 января 1936 г.

В ней приводятся результаты опытов по изучению локализации фотопериодической реакции у проса, ячменя и хризантемы, проведенных в 1933 и 1935 гг., с выводом о том, что действие фотопериодического фактора, ускоряющего цветение и плодоношение, локализовано в отдельных частях растения.

Далее приведены опыты 1935 г. по анализу этой локализации и выяснению роли листьев при восприятии фотопериодической реакции на просе и ячмене. Выяснено, что органом, воспринимающим фотопериодическую реакцию, являются листья. Установлены количественные отношения и степень выявления фотопериодической

реакции в зависимости от количества листьев. За показатели реакции приняты цветение (выметывание) у проса и выход в трубку у ячменя. Изложены дополнительные опыты с хризантемой, показавшие также, что формирование побегов в сторону цветообразования или вегетативного роста зависит от процессов, протекающих в листовых тканях. Показателем реакции служит образование бутонов у растений.

2. Статья Мошкова ([4]) «Роль листьев в фотопериодической реакции растений» сдана в набор 26 ноября 1935 г., подписана к печати 13 января 1936 г.

В ней излагаются опыты с хризантемами, проведенные в 1934 и 1935 гг., с выводом, что фотопериодическая реакция воспринимается листьями. За показатель реакции взято образование бутонов. Высказано предположение о возникновении в листьях хризантем под влиянием искусственно укороченного дня специфических веществ (ферментов, гормонов и т. п.). Если другие части растения находятся на длинном дне, то возникают два потока веществ, стремящихся к равновесию: веществ, получающихся в условиях короткого дня, и веществ, получающихся в условиях длинного дня.

3. Статья Мошкова ([5]) «Фотопериодическая реакция листьев и возможность использования ее при прививках» сдана в набор 23 февраля 1936 г., подписана к печати 20 августа 1936 г.

В ней Мошков более подробно описывает свои опыты с хризантемами, проведенные в 1935 г. в 20 вариантах, в которых изучалась роль листьев и точек роста в восприятии фотопериодического воздействия. Учет фотопериодической реакции производился по образованию бутонов на побегах. Из опытов сделан вывод, что исключительно листья воспринимают фотопериодическую реакцию, а точки роста в этих процессах играют пассивную роль. Приведены опытные варианты, показывающие, что воздействие короткого дня, воспринимаемое листьями, передается вниз и вверх; при этом автор делает предположительный вывод о том, что вверх передача идет на меньшее расстояние, чем вниз.

Сделан вывод о возникновении в листьях веществ двух типов: бутонообразующих на коротком дне (у хризантемы) и веществ, способствующих вегетативному росту, которые образуются на непрерывном свету. Взаимодействие этих веществ, если они образуются в одном и том же растении, приводит при их соприкосновении к нейтрализации в большей или меньшей мере.

Описан не опубликованный опыт 1931 г., из которого теперь автор делает вывод о возникновении в листьях при сокращении длины дня (для *Robinia pseudoacacia*) веществ, повышающих морозостойкость растений. Сделано предположение о возможности использования бутонообразующих веществ и веществ, способствующих морозостойкости, путем прививок в практических целях.

4. Наша работа ([13]) «О гормональной теории развития растений» представлена к печати 7 августа 1936 г., подписана к печати 20 сентября 1936 г.

В ней представлены опыты 1935 г. с большим набором разнообразных растений, показавшие, что процессы развития растений (цветения и плодообразования) специфичны по своей природе.

В связи с данными предыдущей работы развито представление о гормональной природе развития растений и о возникновении в листьях растений специального гормона цветения. Это представление обосновано еще двумя опытами 1935 г. с хризантемами, в которых дана схема передвижения гормона цветения из листьев в пазушные побеги и установлено его движение не только снизу вверх, но и сверху вниз. За показатели реакции взяты образование бутонов и цветение.

Одновременно дано объяснение явлению фотопериодического последействия или индукции и явлению превращения цветущего побега в вегетативный, как процессов гормонального характера.

5. Наша ([14]) статья «Новые факты к обоснованию гормональной теории развития растений» представлена к печати 28 августа 1936 г., подписана к печати 22 октября 1936 г.

В этой работе описаны опыты с прививками периллы, подсолнечника и топинамбура 1926 г., поставленные в обоснование представления о гормональной природе процессов полового развития. В опытах с трансплантацией периллы доказано, что гормон цветения способен к передвижению из одного растения в другое через место прививки, что передвижение гормона обусловлено наличием в растении системы: листья — точки роста, и не зависит ни от направления движения, ни от дальности расстояния. В опытах с прививками топинамбура на подсолнечник показано, что гормон цветения имеет общую природу для различных растительных видов, а также что гормон цветения один и тот же и для растений длинного дня и для растений короткого дня.

Представлен опыт, показывающий, что превращение плодового побега в вегетативный и обратно зависит от поступления в побег соответствующих количеств гормона цветения.

На основании опытов, характеризующих гормон цветения с точки зрения места его образования, направления его движения, общности его для различных растительных видов и значимости его количественного накопления, предложено более простое название его — флориген, что значит «цветообразователь».

Сделан вывод о возможности применения прививок сеянцев многолетних растений в крону плодущих деревьев с целью ускорения их цветения и плодоношения по способу, примененному на травянистых однолетних растениях.

Этот перечень работ достаточно ясно показывает, что наша первая работа ([12]) и первая работа Мошкова ([4]) сданы в печать одновременно и что наши вторая ([13]) и третья ([14]) работы сданы в печать до опубликования второй работы ([5]) Мошкова, который в свою очередь представил к печати ее до опубликования наших второй и третьей работ.

На основании этого перечня, ясно показывающего значение каждой работы и срок ее выхода в свет, легко оценить те утверждения Мошкова, которые приведены им в последней статье.

I. Выше указано, что первые работы, наша ([12]) и Мошкова ([4]), представлены к печати одновременно, и каждая из них заключает в себе оригинальный материал и способ подхода к выяснению поставленной задачи. Таким образом сразу отпадает заявление Мошкова о том, что в нашей работе мы подтвердили выводы Мошкова о главной роли листьев в восприятии фотопериодической реакции по ознакомлении с первыми работами Мошкова. Не изменяет положения вещей и ссылка Мошкова на то, что в более ранней работе «Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений» ([3]), напечатанной в 1935 г., ему удалось показать значение листьев в фотопериодической реакции растений в отношении морозостойкости.

Прежде всего морозостойкость не есть половое развитие растений, и процессы, лежащие в основе морозостойкости, не являются одновременно и процессами развития растений. Кроме того, достаточно посмотреть самую работу, как станет видно, что заявление Мошкова не соответствует действительности. На стр. 254 написано, что при воздействии коротким днем на вершину главного побега все растение становилось морозоустойчивым. В случае такого же воздействия на «...листья[1] и боковые веточки[2] вполне морозоустойчивыми становились только эти части, подвергнутые непосредственному воздействию. Все части растений, которые лежали выше этой зоны и получали длинный день, вымерзли до места, подвергавшегося воздействию короткого дня». Из этого совершенно определенно вытекает, что передача фотопериодического воздействия, повышающего морозостойкость, происходит в том случае, если короткий день получает вершина растения, а не листья и боковые веточки; в последнем случае реакция локализуется в тех частях растений, которые подвергнуты непосредственному воздействию короткого дня.

Таким образом вывод скорее говорит за то, что органом, воспринимающим фотопериодическую реакцию, является вершина, а не

[1] Разрядка Мошкова.
[2] Разрядка наша — М. Ч.

листья. Что же касается воздействия на нижнюю часть побега, то это в одинаковой мере относится и к листьям и к боковым веточкам; если же снять листья и боковые веточки, то останется голый стебель, на который действие фотопериодов, понятно, не скажется.

Из всего сказанного вывод может быть только один: утверждение Мошкова, что мы пришли к выводу о значении листьев в фотопериодизме, ознакомившись с его первыми работами, не соответствует действительности.

Действительность такова, что это положение выдвинуто нами и Мошковым в работах, напечатанных самостоятельно и независимо друг от друга.

II. Установление того, что фотопериодическая реакция воспринимается листьями, является одним из фактов, важных для выяснения ее общего механизма. Не менее важно было установить те корреляции между листьями и точками роста, которые играют существенную роль в процессах полового развития.

Нашими опытами было установлено, что в целом неповрежденном растении основная масса цветообразующего гормона из листа передвигается в побег, сидящий в пазухе этого листа. Если же удалить этот побег и создать такие условия, при которых листья растений находились бы на одном конце растения, а точки роста — на другом, то гормон цветения передвигается из листьев в точки роста. При этом препятствием не является ни направление движения, ни дальность расстояния. Дальше было предпринято изучение путей движения и в частности через место прививки двух растений. Опыты с трансплантацией принесли большое подтверждение всей концепции о наличии в растениях гормона цветения растений.

Все это было продумано, экспериментально выполнено и сдано в печать задолго до того, как появилась в печати вторая статья Мошкова ([5]), в которой, кстати сказать, лишь вновь подтверждалось указание на главную роль листьев при фотопериодизме и делался вывод о возможности передвижения бутонообразующих веществ и веществ вегетативного роста вверх и вниз.

Таким образом утверждение Мошкова, что мы производили наши опыты с трансплантацией, взяв его взгляды на роль листьев в прививках, не соответствует действительности.

Более того, сопоставляя дату представления к печати нашей статьи с результатами опытов по трансплантации периллы, подсолнечника и топинамбура (28 августа 1936 г.) со сроком, когда Мошков начал прививки табака ([6]) (30/VIII—4/IX 1936 г.), мы видим, что нами уже был закончен первый этап опытов с трансплантацией, когда Мошков только приступал к их постановке. Окончил Мошков опыты

20 декабря 1936 г., когда уже наша статья ([14]) была опубликована (подписана к печати 22 октября 1936 г.), и результаты наших работ были учтены Мошковым при оценке данных его опытов с табаком.

Следовательно, опыты Мошкова с прививками табака должны рассматриваться с точки зрения того, подтверждают ли они наши выводы о движении гормона цветения при прививках разных растений или не подтверждают, а не наоборот, как это изображает Мошков в своей последней статье [([7]), представлена к печати 25 марта 1937 г. и подписана к печати 27 апреля 1937 г.]: «Поэтому результаты прививок Чайлахяна ([9])[1] не могут служить прямым подтверждением наших данных». Сама цитата явно свидетельствует о недопустимости такого сопоставления.

Обратимся теперь к фактическому материалу, который Мошков считает неубедительным и основанным на старых фактах. Разбирая основные опыты с прививками периллы, Мошков считает, что «прививка здесь совершенно не при чем, она скорее мешала, чем помогала получению нужных автору данных» (стр. 151), и этим самым обнаруживает полное непонимание основной задачи наших опытов. *Perilla nankinensis* вообще не цветет в условиях летнего московского дня, тогда как при искусственном укорочении длины светового дня она зацветает через 20—25 дней. Если короткий день получает нижняя часть растения, а верхушка остается на полном дне, то гормон цветения, вырабатываемый в нижних листьях на коротком дне, передвигается вверх, и верхушка зацветает. Верхушка цветет скорее в том случае, если на прикрываемой части растения удаляются все пазушные побеги и оставляются листья. Изучая пути движения гормона цветения в растениях, мы поставили задачей выяснить, сможет ли передвигаться гормон цветения через место прививки двух различных растений.

С этой целью на растения-подвои, получающие короткий день, были привиты вегетирующие верхушки других растений. Задача была решена: гормон цветения переходил через место прививки, и вегетирующие верхушки периллы зацвели на полном дне исключительно за счет гормона, перешедшего из подвоя. При этом гормон цветения передвигался лишь в том случае, когда свои центры притяжения — боковые побеги на подвое — удалялись.

Ясно видно, что этими опытами был решен вопрос о возможности перехода гормона цветения при сращивании вегетативных и цветущих отрезков и разработан метод, перспективный для практики плодоводства; что прививка не «мешала», а помогала получению нужных нам данных; что Мошков или не понял истинного

[1] Ссылка на статью, представленную к печати 28 августа 1936 г. и подписанную к печати 22 октября 1936 г.

значения этих опытов, или, не найдя никаких оснований для их критики, отмахнулся фразой, вызывающей только недоумение.

Перейдем к опытам с прививками топинамбура на подсолнечник. Здесь Мошков, для того чтобы показать неубедительность наших опытов, приводит следующие доводы.

1) Опыты с прививками топинамбура на подсолнечник производили Фёхтинг и Даниэль в 1894 г., Горшков — в 1929 г. и Шкребтиенко в 1932 г. Так что наши опыты не новы: «...но повторение тех же прививок Чайлахяном — непонятно» (стр. 152).

2) Для доказательства, что при этом действительно передается гормон цветения из одного растения в другое, нужно было прививать не топинамбур на подсолнечник, а подсолнечник на топинамбур, так как при прививке топинамбура на подсолнечник могло произойти сращивание такого рода, при котором привой мог испытывать недостаток в воде и минеральных веществах и накапливать избыток ассимилятов. Такое состояние могло привести само собой к цветению, что показывает старый опыт с прививками плодовых деревьев. Прививка топинамбура на топинамбуре не может служить контролем, так как в этом случае сращивание привитых компонентов будет иное.

Правильность или несостоятельность этих доводов может быть доказана лишь фактами. Обратимся к ним.

Работы всех авторов, перечисленных Мошковым, нам известны и цитированы нами в подробной работе, представленной к печати. Не ограничиваясь ими, мы использовали в нашем обзоре все случаи, известные в литературе, по вопросам передачи веществ специфического характера при прививках не только топинамбура и подсолнечника, но и других растений. Естественно, что этот обзор не мог быть помещен в ограниченных пределах той статьи, в которой изложены наши опыты с прививками.

Для того чтобы знать опыты Фёхтинга ([32]) и Даниэля ([18, 19]), совсем не надо быть физиологом, как это думает Мошков, так как эти опыты давно вошли в учебники по физиологии растений, рассчитанные на начинающих студентов-биологов (см., например, книгу Г. Молиша «Физиология растений», 1933).

Но также не надо быть физиологом для того, чтобы знать, что и Фёхтинг и Даниэль делали свои прививки не для того, чтобы получить цветение топинамбура под влиянием подсолнечника, а для того, чтобы выяснить, может ли подсолнечник под влиянием топинамбура образовать клубни и инулин — вещество, специфичное для топинамбура. И Фёхтинг и Даниэль не нашли инулина в подсолнечнике, хотя Даниэль при помощи вставочной прививки помещал отрезок подсолнечника между верхушкой и основанием земляной груши. Цветения топинамбура в результате прививки с подсолнечником они не получали, и этот вопрос их не интересовал.

Прививки делались почти со всеми культурными растениями и в практических целях и при научных исследованиях. В данном случае важен не самый факт прививки, а то, что достигается при ее помощи. С таким же успехом, как это делает в отношении наших опытов Мошков, можно было бы поставить ему в упрек, почему он не знает или не ссылается на работу Графе и Линсбауэра ([23]), которые работали с прививками табаков еще в 1906 г. Однако этого делать не следовало бы, потому что Графе и Линсбауэр изучали, переходит ли через место прививки никотин, а Мошков ставил опыт на табаках с целью изучения влияния цветущего привоя на нецветущий подвой.

Опыты Горшкова ([1]) и Шкребтиенко ([16]) поставлены с вполне определенной целью: получить цветение и образование семян у топинамбура путем прививки его на подсолнечнике. Авторы успешно добились своей цели. Горшков получил цветение топинамбура, тогда как на своих корнях это растение не цвело. Шкребтиенко в одном из опытных вариантов получил даже образование семян у топинамбура, привитого врасщеп на декапитированную вершину цветущего подсолнечника.

В отношении этих опытов, равно как и в отношении многочисленных случаев ускоренного цветения и плодоношения плодовых пород в результате прививок, были применимы те соображения, которые детально анализированы в сводной работе Кренке ([2]), цитируемой Мошковым, и которые общеприняты в ботанической литературе как единственное объяснение. Ускорение цветения и плодоношения привитых растений обычно объясняется тем, что нормальные пути сообщения у двух прививочных компонентов нарушаются, вследствие чего, с одной стороны, затрудняется поступление в привой минеральных веществ, а с другой — в привое происходит избыточное накопление углеводов. Вот это состояние внутреннего химизма и вызывает ускоренное зацветание привоя.

К нашим прививкам топинамбура на подсолнечнике эти соображения не применимы по двум причинам.

1) В наших опытах сама операция прививки контролировалась прививками топинамбура на топинамбур, у которых цветения не было. По характеру срастания контрольные прививки мало чем отличались от опытных прививок. Контрольные прививки нами были сделаны не случайно, а в связи с поставленной задачей. Цель была не просто получить цветение или образование семян у топинамбура, а установить переход гормона цветения из подсолнечника в топинамбур, т. е. установить для различных растительных видов то, что было нами установлено для прививок растений одного и того же вида (у периллы).

2) В основе общепринятого объяснения ускоренного цветения и плодоношения при прививках лежит теория цветения Клебса.

Наши опыты и анализы по выяснению специфичности полового развития растений показали, что теория Клебса не может быть положена в основу объяснения, почему растения цветут и плодоносят.

Гормональная теория развития растений могла возникнуть и возникла не только на тех фактах, которые показали, что световой импульс, ускоряющий половое развитие растений, воспринимается листьями,— она возникла и на основе фактов, которые показали, что процессы, происходящие при этом в листьях, не связаны с процессами, обусловливающими рост растений, и что они специфичны по своей природе и регулируются особым гормоном цветения. И опыты с трансплантацией принесли большое подтверждение этой точке зрения.

Таковы те две причины, по которым соображения Мошкова применительно к нашим опытам отпадают.

Еще о трех замечаниях Мошкова.

1) Первое из них: «Во всяком случае Чайлахян, делая свои прививки земляной груши для доказательства гормональной теории развития растений, должен был сделать их по обратной схеме» (стр. 154), основано как на уже изложенном соображении о возможности влияния на цветение нарушенного обмена питательных веществ, так, повидимому, и на том неправильном выводе, который Мошков получил из своих опытов ([5]): «Возможно, что в обоих условиях как первое (бутонообразующее.— М. Ч.), так и второе вещество (вегетативного роста.— М. Ч.) поступают вверх на меньшее расстояние, чем вниз» (стр. 126).

Наши опыты вполне определенно показали, что гормон цветения передвигается снизу вверх с такой же скоростью и на такое же расстояние, как сверху вниз. Поэтому при изучении его движения в прививках безразлично, прививается ли вегетирующий привой на цветущий подвой или же прививка делается по обратной схеме.

2) «Еще одной ошибкой Чайлахяна является то, что он взял клубни, а не семена топинамбура. Ведь, ставя такой принципиальный опыт и по сути ничего не зная о развитии клубнеплодов, нельзя быть совершенно уверенным в том, что в их клубнях уже не имелись возможности перехода к репродукции, реализация которых была связана только с условиями роста» (стр. 154).

Состояние клубней со стороны их развития легко можно было установить по состоянию тех растений, которые развились из этих клубней. Более сотни растений было выращено в вегетационных сосудах и на делянке в условиях полного естественного дня. Ни одно из этих растений не зацвело до конца опытов, кроме тех верхушек растений, которые были привиты на подсолнечнике. Это поведение растений показало, что во взятых клубнях возможностей

перехода к репродукции не было в тех условиях роста, в каких производились опыты с прививками.

3) «Наконец, Чайлахяну следовало бы держать свои прививки в условиях не естественного московского дня, к осени быстро укорачивающегося, а на непрерывном освещении» (стр. 154). Летний день в Москве имеет достаточную продолжительность, что делает излишним применение ночного электрического освещения летом. Бутонизация у привитых привоев топинамбура в наших опытах началась 15 августа при такой длине дня, когда контрольные корнесобственные и привитые на топинамбуре растения бутонов образовать не могли и не образовали. С 10 сентября, когда дальнейшее укорочение длины естественного дня могло стать причиной перехода не только опытных, но и контрольных растений к образованию бутонов, все опыты были выставлены на непрерывный свет, складывавшийся из дневного солнечного и ночного электрического освещения.

Из всего изложенного можно сделать такой вывод: утверждение Мошкова, что наши опыты с прививками неубедительны и к тому же стары, не соответствует действительности.

Наши опыты выявили наличие в растениях гормона цветения и показали возможность перехода его из цветущего отрезка или части растения в привитой вегетативный отрезок.

Как раз с точки зрения этих опытов и могут быть обсуждены результаты опытов Мошкова с табаками,—насколько они подтверждают или не подтверждают наши выводы. Общий смысл опытов Мошкова заключается в том, что он прививал вершины табака сорта «Самсун», цветущего в световых условиях г. Сухуми, на декапитированные растения табака сорта «Мариландский Мамонт», нецветущего в этих же условиях, с целью получить цветение последнего. Прививки делались вприклад, когда брались верхние части сорта «Самсун» в 25—30 см длиной, и врасщеп, когда брались верхушки длиной в 4—5 см. Кроме того, производилась обратная прививка, т. е. нецветущие вершины сорта «Мамонт» прививались вприклад к декапитированным растениям цветущего сорта «Самсун». Только в одном из этих случаев, а именно при прививке сорта «Самсун» на «Мамонт» вприклад, Мошков получил образование бутонов у растений сорта «Мамонт», тогда как контрольные растения сорта «Мамонт» — и целые и с привитыми на них вприклад вершинами того же сорта «Мамонт» — образования бутонов не дали. Отсюда вывод, что вещества, необходимые для репродукции табака «Мамонт», перешли к нему из растений сорта «Самсун» через место прививки. Правилен ли этот вывод? Правилен и в полной мере подтверждает наши опыты и наши выводы.

В такой же мере подтверждает наши выводы и тот факт, что другие прививки не дали желательных Мошкову результатов. Мошков сам пишет: «Возникает вопрос, почему прививка «Самсуна» на «Мамонт» вприклад вызвала бутонообразование, а прививка врасщеп — нет» (стр. 149), и пытается объяснить это «...или поздним образованием достаточного количества листьев на привое, или неправильностью срастания привитых компонентов» (стр. 150).

Такое объяснение, однако, совсем не подойдет к случаю обратной прививки вершин сорта «Мамонт» на растения сорта «Самсун» потому что в этом случае прививка делалась вприклад, и тем не менее образования бутонов «Мамонт» не дал. Видимо, поэтому Мошков и не пытается объяснить этот факт, а останавливается только на первом.

Объяснение Мошкова, почему при прививке вприклад происходило передвижение веществ, вызвавших образование бутонов, а при прививке врасщеп этого не происходило, показывает, что Мошков совершенно не понял тех условий, наличие которых обусловливает передвижение гормона цветения, т. е. как раз того, что дано в наших опытах и что мы предлагаем в качестве способа ускорения цветения и плодоношения сеянцев многолетних растений путем их прививки в крону плодущих деревьев: «...необходимо при прививках на ветви-подвое сохранять все листья и удалять все побеги, как имеющиеся налицо к моменту прививки, так и появляющиеся позже» [(14), стр. 81]. Основным условием передвижения гормона цветения является система: лист — точка роста. В том прививочном компоненте, в котором листья имеют гормон цветения, свои побеги, сидящие в пазухах этих листьев, должны быть удалены; тогда гормон начнет передвигаться в побеги другого прививочного компонента. Это условие было Мошковым выполнено в том случае, когда он получил образование бутонов, и не было выполнено в тех случаях, когда и вследствие чего образования бутонов не произошло.

Если Мошков при прививках вершин растений сорта «Самсун» врасщеп на декапитированные растения сорта «Мамонт» будет удалять все появляющиеся плодовые побеги и бутоны у привоя («Самсун»), тогда гормон цветения перейдет в подвой («Мамонт») и вызовет у него не только образование бутонов, но и цветение и образование семян. Если Мошков при обратных прививках сорта «Мамонт» на сорт «Самсун» вприклад или врасщеп, все равно, сохранит у подвоя («Самсун») все листья и удалит все плодовые побеги, тогда он также получит у привоя (верхушки сорта «Мамонт») не только образование бутонов, но и образование цветов и семян.

Мошков же сделал наоборот: он срезал большую часть листьев у подвоя «Самсун» (источник гормона цветения!) и оставил на нем

вверху свои цветущие побеги (центры притяжения гормона! см. вариант 7, фиг. 1 на стр. 147).

В эти побеги и переходило все небольшое количество гормона, которое вырабатывалось немногими нижними листьями подвоя («Самсун»), а через место прививки в привитые верхушки сорта «Мамонт» гормон не проник, почему в привое и не было образования бутонов.

В том, о чем мы сейчас говорили, и заключается то новое, что мы вносим в технику прививки тогда, когда нужно получить ускоренное цветение и плодоношение вегетирующего привоя или вегетирующего подвоя при обратной прививке.

Все это ни в какой мере не говорит против того, что характер срастания двух прививочных компонентов может влиять на передвижение гормона цветения, но в разбираемых нами опытах Мошкова, в особенности в опытах с обратной прививкой («Мамонт» на сорте «Самсун»), решающее значение имело не это, а создание таких условий, при которых происходит передвижение гормона цветения.

III. Переходим к третьему утверждению Мошкова о том, что он соглашается с названием — флориген, предложенным нами для гормона цветения растений, но что об этом веществе он уже писал, и наши факты здесь не при чем (стр. 151).

Прежде всего о цветообразующих веществах писал Сакс еще в 1880 и 1882 гг., когда он пришел к этой идее на основании своих опытов. Но, поскольку большая часть опытов Сакса была опровергнута последующими исследователями, а другие опыты поставлены под сомнение, важным являлось не писать о цветообразующих веществах, а доказать их наличие в растениях. А для того, чтобы доказать их наличие, нужно по крайней мере иметь дело с тем органом, который образуют эти цветообразующие вещества, т. е. с цветами. Если тщательно просмотреть все опыты Мошкова, которые приведены им во всех его статьях ([4], [5], [6], [7]), то станет очевидным, что ни в одном из них он не получил образования цветов, а следовательно, и не мог писать о цветообразующих веществах. Так в действительности и есть: Мошков пишет не о цветообразующих веществах, а о веществах двух типов: о веществах бутонообразующих и веществах вегетативного роста. К ним у него добавляются и вещества, способствующие морозостойкости растений. При этом вещества бутонообразующие и вещества вегетативного роста находятся в таких отношениях, что нейтрализуют действие друг друга. В этой сложной и запутанной схеме веществ разного типа Мошков хотел найти объяснение тем явлениям, которые он наблюдал при изучении роли листьев в фотопериодизме растений.

Отсюда видно, что утверждение Мошкова о том, что

он уже писал о цветообразующем веществе или гормоне цветения, не соответствует действительности.

Наличие бутонов на растениях не предопределяет еще цветения, т. е. распускания этих бутонов в цветы. Это важно иметь в виду для некоторых растений и в частности для хризантемы, т. е. как раз для того растения, с каким Мошков производил все опыты, описанные в его статьях. У хризантемы (*Chrysanthemum indicum*) вершинные бутоны появляются задолго до того, как она цветет; при этом они появляются почти одновременно и на длинном и на коротком дне. Эти бутоны часто не распускаются в цветы, а спустя некоторое время опадают. Кнодель ([27]), который детально исследовал распускание цветочных почек и бутонов в цветы у хризантемы, указывает на следующие факты: растения на полном дневном свету образовали цветочные почки на главном побеге 30 июня, а развернулись лишь в начале октября. Точки роста короткодневных растений на 11 дней раньше приступили к закладке цветов и развернулись в середине июля. «Разница в 11 дней в закладке цветов противостоит различию в $2^1/_2$ месяца в развертывании почек». Это указывает на то, что изменение срока цветения часто связано с влиянием на последующее развитие цветочных почек.

Это вместе с тем указывает на то, что если опыты Мошкова с хризантемами и могут быть приняты как материал в обоснование вывода о главной роли листьев в фотопериодической реакции, то они не могут служить обоснованием и доказательством наличия гормона цветения в растениях.

О цветообразующих веществах Мошков стал писать только в последней разбираемой нами статье ([6]), после того как ознакомился с нашими двумя работами ([13, 14]), которые тем не менее он так ожесточенно критикует. Может быть, на это ему дают право его последние опыты с прививками табака? Нет, и здесь у Мошкова только образование бутонов: получить цветение, а тем более образование семян в результате прививки ему не удалось.

Представление о гормоне цветения — флориген — выдвинуто нами на основе наших опытов, небольшая часть которых представлена в опубликованных нами статьях, и на основе наших выводов, которые вытекают из всего имеющегося у нас экспериментального материала.

Отсюда видно, что утверждение Мошкова о том, что в деле доказательства наличия гормона цветения — флоригена — наши факты не при чем, не соответствует действительности.

IV. Наконец, Мошков пишет, что спешное опубликование результатов наших опытов с прививками не дает нам права «утверждать

то, что он (т. е. Чайлахян) утверждает как открытие, идущее из его опытов» (стр. 154); что хотя выводы и положения наших работ и правильны, но они не вытекают из наших опытов и нам не принадлежат.

Нужно вполне согласиться с Мошковым в том, что мы не имеем права утверждать, что нашими исследованиями сделали открытие, и этого не утверждали и не утверждаем. Оценка каждой работы, в том числе и научно-исследовательской, никогда не может принадлежать автору.

«Спешного» опубликования результатов наших прививок, в чем нас упрекает Мошков, в действительности не было. Но в связи с этим необходимо указать на поспешность другого порядка.

При изложении опытов с прививками табака Мошков описывает один опыт ([6]), в котором на черешки хризантемы, стоявшей на непрерывном свету, надевались стеклянные трубочки с водой, в которые вкладывались черешки листьев, срезанных с короткого дня. Соприкосновение срезов черешков было, но срастания их не было, так как листья ежедневно менялись. Дальше Мошков пишет: «Тем не менее некоторые растения хризантемы, подвергшиеся такому воздействию, дали бутоны, тогда как соответствующий контроль их не дал. Таким образом мы уже почти (разрядка наша.— М. Ч.) выделили эти цветообразующие вещества» (стр. 150). Цветообразующие вещества можно или выделить или не выделить, а почти выделить нельзя. Повидимому, сам автор не верит результатам своих опытов и склонен считать, что он эти вещества не выделил. Это видно из того, что в конце статьи он пишет: «Цветение растений в конечном итоге вызывается особым цветообразующим веществом, возможно типа гормонов, которое должно быть выделено[1] в соответствующую среду для его изучения». «До его выделения[1] это проще всего сделать путем соответствующих прививок» (стр. 155).

Следовательно, его еще нужно выделить. Зачем же тогда писать об его «почти» выделении? Не сделано ли это слишком «поспешно»?

Еще один факт «поспешности» с опубликованием: из разбираемой нами статьи Мошкова видно, что его опыты с табаками в Сухуми закончены 20 декабря 1936 г., а уже 5 декабря того же года статья сдана в набор в Ленинграде. Факт непостижимый, но именно в такой форме мы и передаем его Мошкову.

Перейдем к последнему «итоговому» утверждению Мошкова: «...положения, из которых исходил Чайлахян, делая свои выводы, и сами конечные выводы правильны, но они, он должен сознаться, принадлежат не ему и из его работ не следуют» (стр. 154). Когда мы читали эту фразу, нам не было понятно, для чего Мошкову понадо-

[1] Разрядка наша.— М. Ч.

билось такое искажение фактов; когда же мы дошли до конца статьи, нам стало понятно.

Без такой «предпосылки» Мошков не мог бы написать тех выводов, какие он сделал (стр. 155), так как все эти выводы, точно обоснованные фактами, были получены нами и опубликованы еще в 1936 г. [([12]), стр. 89; ([13]), стр. 445; ([14]), стр. 79—81].

Каждый из наших выводов, который мы давали в работах, сделан на основании опытов и вытекает из этих опытов. Уверенность в правильности этих опубликованных нами выводов и опытов давал и дает нам еще и тот большой экспериментальный материал, который у нас есть и который в настоящее время нами опубликовывается.

Из всех выводов Мошкова только один вывод, экспериментально обоснованный, можно встретить в его работах 1936 г.: это — вывод о роли листьев в фотопериодической реакции растений.

Поэтому необходимо вполне определенно сказать, что значение и главная роль листьев в восприятии фотопериодической реакции установлены нами и Мошковым самостоятельно и независимо друг от друга. Что же касается общей концепции о гормональной природе развития растений и характеристике гормона цветения, то в такой форме, как она дана в наших работах, она целиком построена на наших опытах и исследованиях, продолжавшихся в течение пяти лет.

Отсюда следует, что утверждение Мошкова о том, что наши выводы нам не принадлежат и из наших работ не следуют, не соответствует действительности.

Поступило
1. VI. 1937

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.
Москва.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Горшков И. С., Из наблюдений по влиянию подвоя на привой и обратно, Труды Гос. опытно-ботанич. питомника им. И. В. Мичурина, Воронеж, 1929.

[2] Кренке Н. П., Хирургия растений (травматология), «Новая деревня», стр. 432—468, 1928.

[3] Мошков Б. С., Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений, Труды по прикладн. ботан., генет. и селекц., серия III, № 6, стр. 235—261, 1935.

[4] Мошков Б. С., Роль листьев в фотопериодической реакции растений, Труды по прикладн. ботан., генет. и селекц., серия А, Соц. растениеводство, № 17, стр. 25—30, 1936.

[5] Мошков Б. С., Фотопериодическая реакция листьев и возможность использования ее при прививках, Труды по прикладн. ботан., генет. и селекц., серия А, Соц. растениеводство, № 19, стр. 107—126, 1936.

[6] Мошков Б. С., Цветение растений короткого дня в условиях непрерывного

освещения в результате прививки, Труды по прикладн. ботан., генет. и селекц. Соц. растениеводство, № 21, стр. 145—156, 1937.

[7] Мошков Б. С., Фотопериодизм и гипотеза о гормонах цветения, Докл. Академии Наук СССР, т. XV, № 4, стр. 211—214, 1937.

[8] Псарев Г. М., О локализации фотопериодического стимула у сои, Сов. ботаника, № 3, стр. 88—91, 1936.

[9] Чайлахян М. Х., Возраст растений и фотопериодическая реакция, Докл. Академии Наук СССР, нов. серия, № 6, стр. 306—314, 1933.

[10] Чайлахян М. Х., Влияние длины дня на хлорофиллоносный аппарат растений, Докл. Академии Наук СССР, т. I, № 1, стр. 37—39, 1934.

[11] Чайлахян М. Х. и Александровская В. А., О характере фотопериодического последействия (индукции), Докл. Академии Наук СССР, т. II, № 2, стр. 161—166, 1935.

[12] Чайлахян М. Х., О механизме фотопериодической реакции, Докл. Академии Наук СССР, т. I, № 2, стр. 85—89, 1936.

[13] Чайлахян М. Х., О гормональной теории развития растений, Докл. Академии Наук СССР, т. III, № 9, стр. 443—447, 1936.

[14] Чайлахян М. Х., Новые факты к обоснованию гормональной теории развития растений, Докл. Академии Наук СССР, т. IV, № 2, стр. 77—81, 1936.

[15] Чайлахян М. Х. и Ярковая Л. М., Новые факты к обоснованию гормональной теории развития растений, II, Докл. Академии Наук СССР, т. XV, № 4, стр. 215—218, 1937.

[16] Шкребтиенко Т., Получение семян топинамбура путем прививки на подсолнухе, Семеноводство, № 17—18, стр. 25—27, 1932.

[17] Boysen-Jensen P., Die Bedeutung des Wuchsstoffes für die Pflanzenproduktion, Zeitschr. f. Pflanzenernähr., Düng. u. Bodenkunde, Bd. 43, S. 142—152, 1936.

[18] Daniel L., Recherches physiologiques et morphologiques sur le greffe, Révue génér. de Bot., pp. 5—21, Paris, 1894.

[19] Daniel L., Hyperbloses de soleil et de Topinambour, C. R. Acad. d. Sc. de Paris, pp. 984—985, 1922.

[20] Fischer H., Über die Blütenbildung in ihrer Abhängigkeit vom Licht und über die blütenbildenden Substanzen, Flora, Bd. 94, SS. 478—490, 1905.

[21] Garner W. W. a. Allard H. A., Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction on plants, Journ. of Agric. Research, vol. 18, pp. 553—606, 1920.

[22] Garner W. W. a. Allard H. A., Further studies in photoperiodism; the response of the plant to relative length of day and night, Journ. of Agric. Research, vol. 23, pp. 871—920, 1923.

[23] Grafe V. u. Linsbauer K., Über die wechselseitige Beeinflussung von Nicotiana tabacum und N. affinis bei der Propfung, Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 24, SS. 366—371, 1906.

[24] Klebs G., Studien über Variation, Arch. f. Entw. Mech., Bd. XXIV, SS. 29—113, 1907.

[25] Klebs G., Fortpflanzung der Gewächse, Handwört. d. Naturwissensch., Bd. IV, SS. 276—296, 1913.

[26] Klebs G., Über die Blütenbildung von Sempervivum, Flora, Bd. 11—12, SS. 128—151, 1918.

[27] Knodel H., Über die Klebsche Ansichte fur die Abhängigkeit der Blütenbildung von der chemischen Zusammenset zung der Pflanze aufrechterhalten? Zeitschr. f. Bot., Bd. 29, H. 10/11, SS. 449—501, 1936.

[28] Kujper u. Wiersum, Occurence and transport of a substance causing flowering on the soya bean (*Glycine Max.* L.), Proceed. k. Akad. Wetensch. Amsterdam, vol. 39, pp. 3—10, 1936.

[29] Loew O., Zur Theorie der blütenbildenden Stoffe. Flora, Bd. 94, SS. 124—128, 1905.
[30] Sachs J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten d. bot. Inst. in Würzburg, H. 3, SS. 452—488, 1880; H. 4, SS. 689—718, 1882.
[31] Sachs J., Über die Wirkung der ultravioletten Strahlen auf die Blütenbildung, Arbeit d. bot. Inst. in Würzburg, H. 3, SS. 372—388, 1888.
[32] Vöchting H., Über die durch Pfropfen herbeigeführten Symbiose des *Helianthus tuberosus* und *H. annuus*, Sitzungsber. d. Kgl. Preuss. Ak. d. Wiss., XXXIV, SS. 705—721, 1894.

M. CH. ĆAJLAHJAN. «CONSIDERATIONS» AND FACTS IN CONNECTION WITH HORMONAL THEORY OF DEVELOPMENT OF PLANTS

SUMMARY

Examination of processes constituting the base of photoperiodism has brought us to the problem of studying of general mechanism of photoperiodic reaction. We have performed this study during 5 years, since 1932 in the Institute of Physiology of Plants of the Academy of Sciences of USSR.

In consequence of this study was determined that the light factor, accelerating sexual development, works upon the plant beginning from the first green leaf, that its effect is localized, and that the leaves are the surface perceiving the photoperiodic influence of light. Further it was shown that processes, arising herewith, are specific by their nature, and a conception of the hormone of flowering was developed, as of a regulating substance of the processes of development of plants. It was ascertained that the hormone of flowering is moving in every direction: upwards, downwards and horizontally under a fundamental condition, that a system is on hand: leaves — points of growth; that in the stem its movement takes place through the bark of the tree and not through wood.

At the transplantation of plants the hormone of flowering passes from the blossoming wilding into vegetating graft through the place of grafting, causing here the formation of flowers and seeds. This hormone has a general nature for different vegetative species as well as for plants of a short and long day. It was also shown that in plants there are not formed any matters with a special function of hinderance of sexual development, but that for the formation of a new organ - flower a quite definite quantity of hormone of flowering is necessary. The hormone of flowering initiates not only the formation of flowers, but also processes, leading to formation of seeds. Consequently, the hormone of flowering is the sexual hormone of plants.

On the account of its fundamental function we called the hormone of flowering «florigen», which means — flowerformer.

Some of these conclusions and experiments, upon which they were

based, were printed by us in 1933, 1934, 1935, 1936 and especially developed in 1936 ([9, 10, 11, 12, 13, 14, 15]).

In 1936 were published two works of Moshkow ([4, 5]) and one work of Psarew ([8]) in which it was also shown that the photoperiodic influence is perceived by leaves and not by the growth points of plants. In 1937 appears a new work of Moshkow from the Section of Physiology of Plants of All-Union Institute of Plant Industry ([6]), which is shortly presented in Reports of the Academy of Sciences ([7]).

In this work Moshkow endeavours to proove the groundlessness of our experiments with transplantation of plants and at the same time admits a series of irresponsible affirmations. The general sense of these affirmations is such, that our facts are not new and our conclusions do not belong to us. The appearance of such affirmations prompted us to give an exact analysis of all facts connected with questions raised by Moshkow. This analysis has shown that all affirmations of Moshkow do not correspond to facts.

It was made clear that to the determination that the photoperiodic reaction is perceived by leaves of plants and not by points of growth, we and Moshkow came without any help and independently of each other. And as regards to conceptions of hormone of flowering and hormonal nature of processes of development of plants, we can state that in the form they are put forward they are built completely on our experiments and investigations.

Оглавление

БОТАНИКА

Стр.

Г. Г. Босса. О произвольном изменении пола у эйкомии 607

Т. В. Щепкина. Микрохимический способ обнаружения микрофлоры и производимого ею повреждения внутри хлопковых волокон 619

ГЕНЕТИКА

Н. И. Вавилов. Пути советской селекции 635

А. Р. Жебрак. О некоторых итогах 4-й сессии Всесоюзной академии с.-х. наук им. В. И. Ленина 671

Х. Ф. Кушнер. Спорные вопросы и недоразумения в генетике . . 703

А. А. Прокофьева-Бельговская. Инертные районы на дистальных концах хромосом *Drosophila melanogaster* 719

ЗООЛОГИЯ

И. Я. Сыроватский. Миграционные пути черноморской скумбрии 725

И. И. Месяцев. Строение косяков стадных рыб 745

А. Н. Сергеев. О филогении некоторых эмбриональных приспособлений рептилий 771

С. В. Кириков. Сравнительно-экологический очерк южно-уральского дубравного и борового глухаря 821

А. Н. Дружинин, В. В. Иванова и И. М. Любимов. К вопросу сравнительного анатомического изучения яка, киргизского крупного рогатого скота и их гибридов 843

И. И. Шмальгаузен. Современные задачи феногенетики 895

Sommaire

BOTANIQUE

Pag.

G. G. Bossé. Spontaneous Change of Sex in *Eucommia* 617

T. V. Schepkina. Microchemical Method of Determining the Microflora Inside the Fibre of Cotton and the Damage Produced by it 633

GENETICS

N. I. Vavilov. Paths of Soviet Plant Breeding 670

A. R. Jebrak. Some Results of IV Session of the Lenin Academy of Agricultural Sciences 701

H. F. Kushner. Some Disputable Questions and Misconceptions in Genetics 717

A. A. Prokofyeva-Belgovskaya. Inert Regions in the Distal Ends of Chromosomes of *Drosophila melanogaster* 723

ZOOLOGIE

I. J. Syrovatsky. Les voies de migration du maquereau *(Scomber scombrus L.)* de la mer Noire . . 744

J. J. Mesiazew. The Constructions of Shoals of Gregarious Fishes . 768

A. I. Sergeev. Phylogeny of Some Embryonal Adaptations in Reptiles 816

S. V. Kirikov. A Comparative Ecological Sketch of the Southern Ural Capercaillye Inhabiting Pine and Oak Forests 840

A. N. Druzinin, W. W. Iwanowa and I. M. Ljubimow. Zur Frage der vergleichenden anatomischen Untersuchung des Yaks, des kirgisischen Rindes und ihrer Hybriden 891

J. J. Schmalhausen. Die Aufgaben der modernen Phänogenetik . . 905

Стр.

П. А. Коржуев и С. Р. Худайбердиев. Об особенностях переваривания белков у кровососущих и хищных пиявок *(Hirudo medicinalis* и *H. sanguisuga)* . 907

МЕХАНИКА ЖИВОТНЫХ ОРГАНИЗМОВ

J. J. Schaxel. Die ontogenetische Determination in ihren Beziehungen zur Genetik und Phylogenie . 913

Б. И. Балинский. Явления индукции в эмбриональном развитии. 941

Д. П. Филатов. Значение опыта для морфологической характеристики органов и их гомологизирования 955

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

С. И. Иноземцев. О некоторых чертах сходства состояния калия в растительных и животных организмах 977

А. П. Оссипов. К вопросу о генезисе каучука 983

И. Н. Коновалов. Регулирование длины вегетационного периода у чечевиц 997

Г. И. Аболина. Урожай растений в зависимости от различных доз углекислых солей Ca, K и Mg. 1023

ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА

И. Ю. Берлин. Витамин C в кумысе и кобыльем молоке . . . 1049

РАЗНОЕ

Г. Ю. Верещагин. Работа Лимнологической станции Академии Наук СССР на Байкале 1081

М. Х. Чайлахян. «Рассуждения» и факты по поводу гормональной теории развития растений . . 1093

Pag.

P. A. Korjuyev und S. R. Hudajberdiev. Über die Eigentümlichkeiten der Eiweissverdauung bei blutsaugenden und räuberischen Egeln *(Hirudo medicinalis* u. *H. sanguisuga)* 912

MECHANIQUE DU DÉVELOPPEMENT DES ORGANISMES ANIMAUX

Ю. Ю. Шаксель. Онтогенетическая детерминация в ее соотношении с генетикой и филогенезом 937

B. I. Balinsky. The Processes of Induction in Embryonic Development 952

D. P. Filatow. Bedeutung des Versuchs für die morphologische Charakteristik der Organe und ihre Homologisierung 969

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

S. I. Inozemcev. Einige Übereinstimmungen im Kaliumgehalt des Tier- und Pflanzenorganismus . . 982

A. P. Ossipow. The Question of the Genesis of Rubber 996

J. N. Konovalov. Regulating the Length of the Vegetative Period of Lentils 1021

G. J. Abolina. Die Abhängigkeit von Pflanzenernten von verschiedenen Mengenvon kohlensaueren Salzen Ca, K und Mg 1048

PHYSIOLOGIE DE L'HOMME

P. J. Berlin. Vitamin C in Koumiss and in Mare's Milk 1076

VARIA

G. Verescagin. Die Arbeit der limnologischen Station der Akademie der Wissenschaften der UdSSR am Baikalsee 1091

M. Ch. Čajlahjan. «Considerations» and Facts in Connection with Hormonal Theory of Development of Plants 1111